



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Estudios sistemáticos y biogeográficos en *Hymenophyllum* [Hymenophyllaceae] en Sudamérica subtropical y templada

Larsen, Cristian

Doctor en Ciencias Naturales

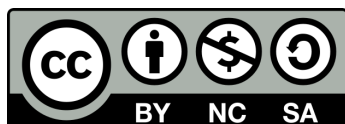
Dirección: Zuloaga, Fernando O.

Co-dirección: Ponce, M.Mónica

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140902001362>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**“Estudios sistemáticos y biogeográficos
en *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae)
en Sudamérica subtropical y templada”**

Tesis presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales de la Universidad
Nacional de La Plata

Lic. Cristian Larsen

Director: Dr. Fernando O. Zuloaga

Co-directora: Dra. M. Mónica Ponce

2014

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer al Dr. Fernando Zuloaga por haberme dado la posibilidad de realizar un doctorado, de trabajar en este instituto, por introducirme en el mundo de la botánica y por haber aceptado dirigir esta tesis.

A la Dra. Mónica Ponce por aceptarme como su becario y luego por tanto apoyo y paciencia durante tantos años, por sus horas de trabajo conjunto, consejos y charlas, y por tantos momentos de calidad compartidos.

A mi familia por apoyarme y motivarme siempre a seguir.

Al CONICET por otorgarme la beca para realizar el doctorado, que me permitió sustentarme y desarrollarme académicamente.

A Fernando Biganzoli que se hizo cargo de los primeros momentos de mi aprendizaje con muchísima paciencia y dedicación, motivándome, incluyéndome en viajes y allanándome el camino para lo que vendría después.

A Emilio Ulibarri que fue mi primer compañero de sala, y que se transformó en un gran compañero y amigo, y me transmitió su forma apasionada de ver el trabajo.

A Marieta Múlgura que con su apoyo pude hacer más de una campaña y más de un viaje de estudio, fundamentales para esta tesis, también por la lectura crítica del borrador de tesis.

A Amalia Scataglini que me enseñó todo lo que tiene que ver con las técnicas moleculares y el procesamiento de datos, y que me guió y corrigió varios manuscritos.

A mis compañeros de campañas Fernando Biganzoli, Emilio Ulibarri, Christian Zanotti, Diego Degennaro, Federico Beaudoin.

A mis compañeros de sala Carolina Guerreiro, Mabel Lizarazu, Mabel Suescún, Diego Salariato, con los cuales he compartido buena parte de estos últimos años.

A los compañeros del Darwinion por toda la ayuda, y las charlas, las salidas y los muchos momentos compartidos.

Al personal de biblioteca Liliana Mallo, Erika Werner y Paola Corvalán quienes me ayudaron y me guiaron siempre con buena predisposición.

A Fernanda Ihasz que me ayudó con muchos trámites y todo ese tipo de cosas que nadie quiere hacer.

A todo el personal del Darwinion por su ayuda y su apoyo, y por aguantarme durante todos estos años.

A Pichi y Dundi que me alojaron en su casa durante el primer año de la tesis.

A André de Gasper por el envío de muestras.

A la Administración de Parques Nacionales (APN) y a la Corporación Nacional Forestal de Chile (CONAF) por otorgarme los permisos de colecta.

A la Myndel Botánica Foundation por otorgarme las becas que me permitieron realizar viajes de colección y de visita a herbarios en más de una ocasión.

A los curadores y el personal de los herbarios visitados tanto Argentina como en Brasil y Chile, por su buena predisposición y ayuda.

A los curadores y personal de los herbarios A, E, BM, BR, FI, G, GB, H, K, L, LE, M, MA, MEL, NHG, OXF, PR, S, SGO, TO, UPS, W, por las reiteradas consultas respondidas y fotografías enviadas.

ÍNDICE

I. RESUMEN.....	1
II. ABSTRACT.....	2
III. INTRODUCCIÓN.....	3
3.1 Objetivos.....	4
3.2 Hipótesis.....	4
IV. ANTECEDENTES.....	5
4.1 Área de estudio.....	5
4.2 Sistemática del género.....	7
4.3 Distribución y hábitat.....	11
4.4 Estructuras vegetativas y reproductivas.....	12
Rizomas.....	13
Frondes.....	15
Pecíolos.....	15
Láminas.....	15
Indumento.....	18
Raquis.....	20
Pinnas.....	20
Soros.....	20
Indusios.....	22
Receptáculos.....	24
Esporas.....	24

Número cromosómico.....	26
V. TRATAMIENTO TAXONÓMICO.....	27
5.1 Materiales y métodos.....	27
5.2 Descripción del género <i>HYMENOPHYLLUM</i>	28
5.3 Clave de subgéneros.....	29
5.4 Subgénero <i>FUCIFORMIA</i>	30
5.5 Subgénero <i>GLOBOSA</i>	34
5.6 Subgénero <i>HYMENOGLOSSUM</i>	40
5.7 Subgénero <i>HYMENOPHYLLUM</i>	48
5.8 Subgénero <i>MECODIUM</i>	112
5.9 Subgénero <i>MYRMECOSTYLUM</i>	140
5.10 Subgénero <i>SPHAEROCIONIUM</i>	158
5.11 Conclusiones.....	218
VI. FILOGENIA MOLECULAR.....	220
6.1 Antecedentes.....	220
6.2 Materiales y métodos.....	223
6.3 Resultados.....	225
6.4 Discusión.....	230
6.5 Conclusiones.....	231
VII. COMENTARIOS BIOGEOGRÁFICOS.....	233
7.1 Distribución de los helechos en el mundo.....	233
7.2 Distribución y origen de <i>Hymenophyllum</i>	233

7.3 Hipótesis biogeográficas.....	234
7.3.1 Dispersión.....	235
7.3.2 Vicarianza.....	236
7.4 Análisis de dispersión y vicarianza (DIVA) del género <i>Hymenophyllum</i>	236
7.5 Distribución por áreas de alta diversidad en el Cono Sur.....	241
7.5.1 Bosques templados.....	241
7.5.2 Bosques nublados o Yungas.....	242
7.5.3 Bosque o Mata Atlántica.....	243
7.6 Comentarios finales.....	243
VIII. CONCLUSIONES.....	245
IX. BIBLIOGRAFÍA.....	247
X. APÉNDICE.....	256

I. Resumen

Hymenophyllum (Hymenophyllaceae) es un género de helechos leptosporangiados basales, de distribución mundial, la mayoría epífitos, que crecen principalmente en bosques tropicales y templado-húmedos. En el Cono Sur las especies de *Hymenophyllum* han sido tratadas parcialmente en revisiones y floras regionales, faltando una revisión taxonómica que incluya todas las especies de la región subtropical y templada de América del Sur.

Se realizó un estudio sistemático del género *Hymenophyllum* abarcando las especies de la Argentina, Chile, estados meridionales de Brasil, Paraguay y Uruguay. Como resultado de este tratamiento, se reconocen un total de 45 especies. Se presenta una clave de identificación de los siete subgéneros del Cono Sur: *Fuciformia*, *Globosa*, *Hymenoglossum*, *Hymenophyllum*, *Mecodium*, *Myrmecostylum* y *Sphaerocionium*. Para cada subgénero se detalla la lista de sinónimos, especie tipo, una descripción breve y una clave para la identificación de sus especies.

Para cada una de las especies aquí reconocidas, se brinda el nombre correcto, la lista sinonímica, una descripción, su distribución y hábitat, una lámina que ilustra los aspectos morfológicos de valor taxonómico, un mapa de distribución y el material examinado. En el caso de *Hymenophyllum axillare*, *H. delicatulum*, *H. elegans*, *H. filmenofilicum*, *H. fucoides*, *H. glaziovii*, *H. hirsutum*, *H. lineare*, *H. plumosum*, *H. ulei* e *H. venustum*, se presenta a modo ilustrativo una fotografía del ejemplar tipo. Durante el transcurso de este estudio, se observaron la mayor parte de los ejemplares tipo, y se designaron 69 lectotipos.

Asimismo, se reconocen como válidas las especies *H. axillare*, *H. megachilum*, *H. ulei*, *H. venustum* y *H. viridissimum* para el sur de Brasil. Se sinonimizaron las variedades y formas de las especies *H. caespitosum*, *H. caudiculatum*, *H. cuneatum* e *H. peltatum* dentro del rango específico de cada uno de estos taxones. Se citan por primera vez para la Argentina a *H. crispum* e *H. polyanthos* y se reconoce a *H. apiculatum* como única especie conocida para Paraguay.

Por otro lado, se realizaron estudios moleculares que incluyeron la extracción de ADN y secuenciación del gen del cloroplasto *rbcL* en 13 especies, las cuales fueron analizadas en conjunto con secuencias previamente publicadas. Se obtuvo una filogenia, utilizando el método de máxima parsimonia, que confirmó la monofilia de los subgéneros propuestos en publicaciones anteriores.

Por último, a partir de un análisis biogeográfico realizado con anterioridad para el género, se comparan y comentan las distribuciones de las nuevas especies secuenciadas y sus relaciones con otras especies del género de distintas partes del mundo.

Palabras clave: *Hymenophyllum*, América del Sur, Sistemática

II. Abstract

Hymenophyllum (Hymenophyllaceae) is a basal leptosporangiate fern genus, with worldwide distribution, mostly epifitic, that occurs in humid tropical and temperate forests. Despite it has been partially treated in reviews and regional floras for the Southern Cone, a taxonomic revision was necessary for subtropical and temperate South América.

A systematic study of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) for the southern region of South America, including Argentina, Chile, southern states of Brazil, Paraguay and Uruguay, was performed. As a result of this treatment, 45 species are recognized. An identification key to the subgenera that inhabits the Southern Cone is presented: *Fuciformia*, *Globosa*, *Hymenoglossum*, *Hymenophyllum*, *Mecodium*, *Myrmecostylum* and *Sphaerocionium*. For each subgenus, a list of synonyms, the type species, a brief description and an identification key for the species recognized within each of them are given.

For each recognized species, the correct name, synonymic list, description, range, habitat, an illustration with morphological characters of taxonomic value, distribution map and material examined are listed. In the case of *Hymenophyllum axillare*, *H. delicatulum*, *H. elegans*, *H. filmenofilicum*, *H. fucoides*, *H. glaziovii*, *H. hirsutum*, *H. lineare*, *H. plumosum*, *H. ulei* and *H. venustum*, a photograph of the type specimen is presented to illustrate the species. During the course of this study, most of the type specimens of correct names and synonyms were observed and 69 lectotypes were designated.

Hymenophyllum axillare, *H. megachilum*, *H. ulei*, *H. venustum* and *H. viridissimum* are recognized as valid species for southern Brazil. Varieties and forms of the species *H. caespitosum*, *H. caudiculatum*, *H. cuneatum* and *H. peltatum* were sinonimized within specific range of each of these taxa. *Hymenophyllum crispum* and *H. polyanthos* are cited for the first time for Argentina, and *H. apiculatum* is recognized as the only known species of the genera for Paraguay.

Also, molecular studies were performed including ADN extraction and chloroplast gene *rbcL* sequencing in 13 species, which were analysed together with previously published species. A phylogenetic tree, using maximum parsimony method, was obtained which confirmed the previous hypothesis of monophyly of the subgenera.

Finally, starting from a previous biogeographical analysis for the genera, the distribution of the newly sequenced species and their relationships with other species of the genus from around the world were discussed and reviewed.

Key words: *Hymenophyllum*, South América, Systematics.

III. INTRODUCCIÓN

El presente trabajo se ubica en el marco de los estudios sistemáticos de plantas vasculares del Cono Sur. Esta tesis está dedicada a la revisión sistemática y biogeográfica del género *Hymenophyllum* Sm. para Sudamérica subtropical y templada, incluyendo a la Argentina, el sur de Brasil (estados de Paraná, Rio Grande do Sul y Santa Catarina), Chile, Paraguay y Uruguay. La dificultad para delimitar las especies del género, sumado a la escasez de revisiones sistemáticas, principalmente para el sur de Brasil, hacen de este trabajo una necesidad para entender luego las relaciones que existen entre las 3 grandes áreas de concentración de helechos. Áreas a las que se restringen las especies de *Hymenophyllum* prácticamente sin excepciones: Austral (sur de Argentina y Chile), Noroeste (noroeste de Argentina y sur de Bolivia, país no tratado en este trabajo), y Brasil meridional (de la Sota, 1973).

Los taxones que integran la familia han desarrollado una estrategia higrófila, por lo que se limitan a áreas muy húmedas. Se definen por la lámina delgada (de 1 a 4 capas de células), desprovista de estomas y cutícula, y por los indusios marginales. La familia posee pocos fósiles, y Hennequin (2004) comenta en su tesis que la mayoría de los fósiles atribuidos a la familia son cuestionables. Pero recientemente Axsmith et al. (2001) describieron un fósil del Triásico, *Hopetedia praetermissa* Axsmith, Krings & Taylor, que consideran inequívocamente el fósil más antiguo de la familia.

Las Hymenophyllaceae son una familia de helechos mundialmente distribuida en los trópicos y regiones templadas del globo. En la actualidad se la considera como la familia basal más grande de helechos leptosporangiados (Ebihara et al., 2006), con casi 600 especies. A pesar de haber sufrido numerosas interpretaciones en cuanto al número de géneros, comprende históricamente dos: *Hymenophyllum* (con 250 especies), con involucros bivalvos, y *Trichomanes* L. (con 325 especies), con involucros en forma de copa hasta tubulares o infundibuliformes (Tryon & Tryon, 1982).

Uno de los sistemas clasificatorios que han sido más aceptados para las especies del neotrópico, fue el propuesto por Morton (1968), que además de los dos géneros ya mencionados, propone 4 géneros monotípicos: *Cardiomanes* C. Presl, *Hymenoglossum* C. Presl, *Rosenstockia* Copel. y *Serpyllopsis* Bosch.

En el presente trabajo se acepta el sistema de clasificación recientemente propuesto por Ebihara et al. (2006). En este trabajo retornan a la idea de los dos grandes grupos dentro de la familia, pero incluyen dentro del género *Hymenophyllum* a los 4 géneros monotípicos propuestos por Morton (1968), 2 de ellos (*Cardiomanes* e *Hymenoglossum*) como subgéneros de un total de 10. A su vez, dividen al género hermano *Trichomanes* en 8 géneros.

Cabe destacar los aportes realizados por Diem & Lichtenstein (1959) para las especies australes de la familia. Muchas de las especies del sur de Brasil fueron tratadas en la “Flora Ilustrada Catarinense” (Sehnem, 1971).

3.1 Objetivos

En la presente tesis se propone:

- Realizar una revisión taxonómica de las especies del sur de América del Sur, y proporcionar una clave que diferencie los taxones, sus descripciones, distribución y hábitat, observaciones y material estudiado.

- Llevar a cabo un análisis filogenético molecular. Secuenciar el gen *rbcL* para las especies de las cuales no existen datos moleculares hasta el momento, y estudiarlas junto con especies ya secuenciadas en diferentes publicaciones de los diferentes subgéneros y áreas. Con la inclusión de nuevos representantes a los análisis filogenéticos previos se busca realizar aportes al conocimiento de las relaciones de parentesco entre los subgéneros y corroborar la monofilia de los subgéneros mencionados.

- Realizar una interpretación de las distribuciones de las especies del Cono Sur utilizando los árboles obtenidos en el presente trabajo, y compararlas con análisis biogeográficos como el de Hennequin (2004).

3.2 Hipótesis

Se propusieron las siguientes hipótesis de trabajo:

- 1) El género *Hymenophyllum* es monofilético.
- 2) Los subgéneros propuestos para *Hymenophyllum* son monofiléticos.
- 3) Existen caracteres propuestos, a nivel infraespecífico, específico e infragenérico, que no separan correctamente los respectivos taxones.
- 4) Existe un menor número de especies y subespecies para el área que las citadas hasta el momento.

IV. ANTECEDENTES

4.1 Área de Estudio

El género estudiado tiene la particularidad de habitar zonas relativamente restringidas debido a sus requerimientos ecológicos: principalmente elevada humedad ambiente durante todo el año. Por lo tanto, salvo algunas excepciones, encontramos el género asociado a formaciones boscosas o selváticas montañosas, con precipitaciones anuales superiores a los 1000 mm. En general, los helechos de la familia Hymenophyllaceae (también llamados “helechos lámina” o, en inglés “filmy ferns”), no crecen en ambientes con estaciones secas prolongadas (salvo algunas excepciones, como bosques en galerías en ambientes de sabana, o microhábitats como en las sierras de Córdoba, Argentina), pero sí generalmente son hallados en ambientes como selvas densas y oscuras, con un alto grado de humedad ambiente relativamente constante (Dubuisson et al., 2003). La condición de sombra, sin embargo, no parece ser obligatoria si están dadas las condiciones de humedad.

El presente trabajo incluye el área comprendida por la Argentina, los estados meridionales de Brasil (Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina), Chile, Paraguay y Uruguay.

Para la parte sur, el área de estudio corresponde al Dominio Subantártico *sensu* Cabrera & Willink (1973), incluyendo la totalidad de sus provincias (Subantártica, Insular y de Juan Fernández), también denominado por Josse et al. (2003) como Pacífico Templado Húmedo. En Chile el género se encuentra casi exclusivamente en el área al sur del Río Maule, aproximadamente sobre el paralelo 35°, con la excepción de un pequeño relicto situado 500 km al norte de este punto, los Bosques de Talinay y Fray Jorge, y del archipiélago de Juan Fernández. En la Argentina el límite norte de la distribución se encuentra mucho más hacia el sur, aproximadamente en la latitud 39° 40', en cercanías del Lago Huechulafquen (Diem & Lichtenstein, 1959), y se extiende hacia el sur de manera restringida a ciertas áreas más o menos puntuales en general muy cerca o lindantes con el límite con Chile, hasta Tierra del Fuego, Isla de los Estados, Islas Malvinas y Georgias del Sur (fig. 1).

El área del noroeste abarca en el presente trabajo a la República Argentina (provincias de Catamarca, Jujuy, Salta y Tucumán) que forma parte de una de las tres áreas de concentración de helechos y licofitas del cono sur (de la Sota, 1973; Ponce et al., 2002) (fig. 1). Se conocen alrededor de 200 especies para esta área, en una superficie que abarca más de 200.000 km² (Zuloaga et al., 2008). En esta región se encuentran las Yungas de Argentina, unidad fitogeográfica de gran riqueza biológica que recorre buena parte de las laderas orientales de los Andes, y que alcanza aquí su extremo meridional (*sensu* Cabrera & Willink, 1973). Esta unidad fue considerada por Josse et al. (2003) como Andes Húmedos Nor-Centrales. No existe ninguna



Figura 1. Área de estudio en color gris. Los 3 estados meridionales de Brasil se muestran abreviados: PAR: Paraná; SC: Santa Catarina; RGS: Rio Grande do Sul. El archipiélago Juan Fernández (Chile) se muestra junto con la región a la que pertenece (Valparaíso): IMA: Isla Mas Afuera; IMT: Isla Mas a Tierra. En la parte inferior se muestran abreviadas las islas de Atlántico sur: IM: Islas Malvinas; IGS: Isla Georgia del Sur.

barrera efectiva que la separe de la flora de Bolivia (Ponce et al., 2002), por lo que comparten la mayoría de las especies y se han encontrado nuevas citas de especies para Argentina (Larsen et al., 2010). En esta región crece la única especie de *Hymenophyllum* que llega al centro de Argentina en las sierras pampeanas de la provincia de Córdoba, habitando en cuevas y barrancas húmedas de las sierras (*Hymenophyllum tunbrigense* var. *cordobense*).

La otra área con gran concentración del género abarca los 3 estados meridionales de Brasil (Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul) (fig. 1). Corresponde al Dominio Amazónico *sensu* Cabrera & Willink (1973), incluyendo las provincias Paranense, que abarca el extremo sur de Brasil, al oeste de la Serra do Mar, hasta el centro de Rio Grande do Sul, y la Atlántica, que ocupa las laderas orientales de las montañas de la costa de Brasil, también denominada Bosque Atlántico por Josse et al. (2003). Actualmente la mayoría de los autores consideran que la Selva o Bosque Atlántico (o Mata Atlántica) en un sentido amplio (Olivera Filho & Montes, 2000) esta compuesta por: el Bosque Atlántico Lluvioso o Bosque Costero, que cubre mayormente las zonas de elevaciones bajas y medias (menos de 1000 m s.m.) de las laderas orientales de las montañas que corren a través de la costa de Brasil desde el sur hasta el noreste, y se corresponde con la Provincia Atlántica de Cabrera; y el Bosque Atlántico Semi-deciduo o Bosque Tropical Estacional, que se extiende a través del planalto (en general elevaciones de más de 600 m s.m.) (Morellato & Haddad, 2000), y representa la Provincia Paranense *sensu* Cabrera.

4.2 Sistemática del género

El género *Hymenophyllum* comprende alrededor de 250 especies distribuidas en todo el mundo (Ebihara et al., 2006), que crecen principalmente en bosques tropicales y templado-húmedos. La forma del indusio ha sido el caracter que tradicionalmente ha definido los géneros dentro de las Hymenophyllaceae: *Hymenophyllum*, caracterizado por la presencia de indusios bivalvos, y su género hermano *Trichomanes*, por sus indusios tubulares.

El género *Hymenophyllum* fue creado en 1793 por J. E. Smith, a partir de la descripción de la especie *Trichomanes tunbrigense* L. (= *H. tunbrigense* (L.) Sm.) de Gran Bretaña.

A lo largo de la historia se encuentran amplias diferencias en el número de géneros aceptados dentro de la familia. En el siglo XIX, Presl (1843, 1849) y Van den Bosch (1861) proponen un sistema de clasificación plurigenérico, de 19 y 9 géneros respectivamente. Christensen (1938) aceptó 4; Copeland (1938, 1947), amplió la clasificación a 34 géneros, basando su trabajo en observaciones *in situ* y de herbario con material procedente de Asia. Por su parte Morton (1968), crítico del trabajo de Copeland, reubicó jerárquicamente muchos de sus taxones bajo subgéneros, secciones y subsecciones dentro de los géneros *Hymenophyllum* y

Trichomanes, y reconoció 4 géneros monotípicos: *Cardiomanes*, *Hymenoglossum*, *Rosenstockia* y *Serpyllopsis*. En la tabla 1 se muestran las especies que fueron interpretadas de maneras distintas por los distintos especialistas, comparadas con la clasificación actual (primera columna) de Ebihara et al. (2006).

Debido a que el sistema de Morton abarcó cuidadosamente los taxa del Nuevo Mundo, muchos de los trabajos florísticos recientes de América del Sur y Central adoptaron este esquema (de la Sota, 1977; Kramer, 1978; Proctor, 1985, 1989; Mickel & Smith, 2004; Lellinger, 1989; Tryon & Stolze, 1989; Rodríguez, 1995; Pacheco, 1995; Baksh-Comeau, 2000; Sánchez, 2000). Otra propuesta sistemática, basada en caracteres morfológicos y estudios de campo, fue realizada por Pichi Sermolli (1977), quien consideró 42 géneros para la familia, clasificación que ha sido adoptada sólo en un limitado número de publicaciones sobre plantas de África (e.g. Pichi Sermolli, 1983 en Ebihara et al., 2006). Por su parte, Iwatsuki integró una serie de estudios sobre la base de caracteres morfológicos (Iwatsuki, 1977, 1978) en un nuevo sistema jerárquico compuesto por ocho géneros (Iwatsuki, 1984, 1990). Este autor dividió a la familia en dos subfamilias: las Hymenophylloideae, incluyendo *Hymenophyllum* y *Trichomanes*, y la subfamilia Cardiomanoideae, incluyendo el género monotípico *Cardiomanes*. Dentro de las Hymenophylloideae, Iwatsuki (1984, 1990) divide a *Hymenophyllum* y *Trichomanes* en 3 y 4 géneros respectivamente.

Pryer et al. (2001), sobre la base de datos moleculares del gen del cloroplasto *rbcL*, proveyeron un soporte robusto para la monofilia tanto de *Hymenophyllum* como de *Trichomanes*, con la inclusión de dos géneros segregados (*Cardiomanes* y *Serpyllopsis*) y una especie de *Microtrichomanes* (Mett.) Copel. en el clado de *Hymenophyllum*. Ebihara et al. (2002) incluyó en un estudio posterior basado en caracteres morfológicos, citogenéticos y secuencias de ADN del gen *rbcL* y del espaciador intergénico *rbcL-accD*, al género *Rosenstockia* dentro de *Hymenophyllum*.

Especie	Ebihara et al. (2006)	Copeland (1938, 1947)	Diem & Lichtenstein (1959)	Morton (1968)				
	Subgénero	Género	Sección	Subgénero	Sección	Subsección		
<i>H. fuciforme</i>	<i>Fuciformia</i>	<i>Mecodium</i> ?	<i>Mecodium</i>	-				
<i>H. caudiculatum</i>	<i>Globosa</i>	<i>Mecodium</i>	<i>Mecodium</i>	<i>Mecodium</i>	<i>Mecodium</i>	<i>Mecodium</i>		
<i>H. asplenoides</i>	<i>Hymenoglossum</i>	<i>Mecodium</i>	-	<i>Mecodium</i>	<i>Mecodium</i>	<i>Mecodium</i>		
<i>H. cruentum</i>		<i>Hymenoglossum</i>	<i>Hymenoglossum</i>	**				
<i>H. caespitosum</i>	<i>Hymenophyllum</i>	<i>Serpyllopsis</i>	*	*				
<i>H. dicranotrichum</i>		<i>Leptocionium</i>	<i>Leptocionium</i>	<i>Sphaerocionium</i>	<i>Sphaerocionium</i>	<i>Leptocionium</i>		
<i>H. pectinatum</i>		<i>Hymenophyllum</i>	<i>Eupectinum</i>	<i>Hymenophyllum</i>	<i>Eupectinum</i>			
<i>H. quettrihuense</i>		-						
<i>H. umbratile</i>		-	<i>Hymenophyllum</i>		<i>Hymenophyllum</i>			
<i>H. dentatum</i>		<i>Meringium</i> ?						
<i>H. secundum</i>		<i>Meringium</i>	-		<i>Ptychophyllum</i>			
<i>H. fucoides</i>								
<i>H. kauseanum</i>	<i>Myrmecostylum</i>	<i>Meringium</i>	<i>Meringium</i>	<i>Hymenophyllum</i>	<i>Ptychophyllum</i>			

<i>H. magellanicum</i>						
<i>H. plicatum</i>						
<i>H. tortuosum</i>						

Tabla 1. Especies que sufrieron diferentes interpretaciones por los diferentes especialistas, ordenadas por subgéneros según la clasificación actual de Ebihara et al. (2006). Para el caso de Diem & Lichtenstein (1959), y Morton (1968), todas las especies se ubican bajo el género *Hymenophyllum* salvo las excepciones indicadas con asterisco. * Género *Serpyllopsis*. ** Género *Hymenoglossum*.

Hennequin (2003) trabajó con 31 caracteres morfológicos del esporofito y 1 carácter citológico, y planteó, entre otras cosas, la polifilia del subgénero *Mecodium* C. Presl ex Copel. *sensu* Morton (1968). Hennequin et al. (2003) trabajaron con espaciadores intergénicos (*rps4-trnS*), y sugirieron la inclusión de *Hymenoglossum* en el género *Hymenophyllum*, tal como lo había planteado Pichi Sermolli (1977).

Hennequin et al. (2006a), utilizando morfología, citología y secuencias de ADN (*rbcL*, *rps4-trnS*, *rbcL-accD*) confirman la ubicación de los géneros *Serpyllopsis* y *Rosenstockia* en una posición derivada dentro del clado *Hymenophyllum*, la posición basal de *Cardiomanes* e *Hymenoglossum*, como así también la polifilia del subgénero *Mecodium*. Hennequin et al. (2006b) mostraron que las especies que anteriormente se ubicaron dentro del subgénero *Mecodium*, y que ocupan una posición basal en el clado *Hymenophyllum*, presentan caracteres considerados plesiomórficos: una estela reducida o dorsi-ventral, lámina al menos parcialmente engrosada, y un número básico de cromosomas $x=36$, mientras que el clado derivado posee estela subcolateral, la lámina de una célula de grosor típica de la familia, y número básico de cromosomas de $x=28$.

Como conclusión de esta serie de trabajos, y sobre la base de los marcadores génicos ya mencionados, Ebihara et al. (2006) propusieron dividir a la familia en 9 géneros: *Hymenophyllum*, *Didymoglossum* Desv., *Crepidomanes* (C. Presl) C. Presl, *Polyphlebium* Copel., *Vandenboschia* Copel., *Abrodictyum* C. Presl, *Trichomanes*, *Cephalomanes* C. Presl, y *Callistopteris* Copel. Fueron diferenciados por: la longitud del rizoma, la densidad y el color de los pelos del rizoma, la presencia o ausencia de raíces, densidad y grosor de las mismas, la venación de sus frondes (catádroma o anádroma), la presencia de falsas venillas en las láminas, el grado de división de las láminas, la simetría de las pinnas, la presencia o ausencia de tricomas en el margen de las láminas, la presencia de frondes abortivas, la presencia o no de pelos claviformes sobre pecíolos y raquis, el tipo de involucro, bivalvo o tubular, y el grosor de la lámina. El género *Hymenophyllum* fue a su vez dividido, por estos autores en 10 subgéneros: *Hymenophyllum*, *Mecodium*, *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats., *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr., *Pleuromanens* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats., *Hymenoglossum* (C. Presl) R. M. Tryon & A. F. Tryon, *Fuciformia* Ebihara & K. Iwats., *Cardiomanes* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats., *Diplophyllum* (Bosch) Ebihara & K. Iwats. y *Myrmecostylum* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats. (fig. 2).

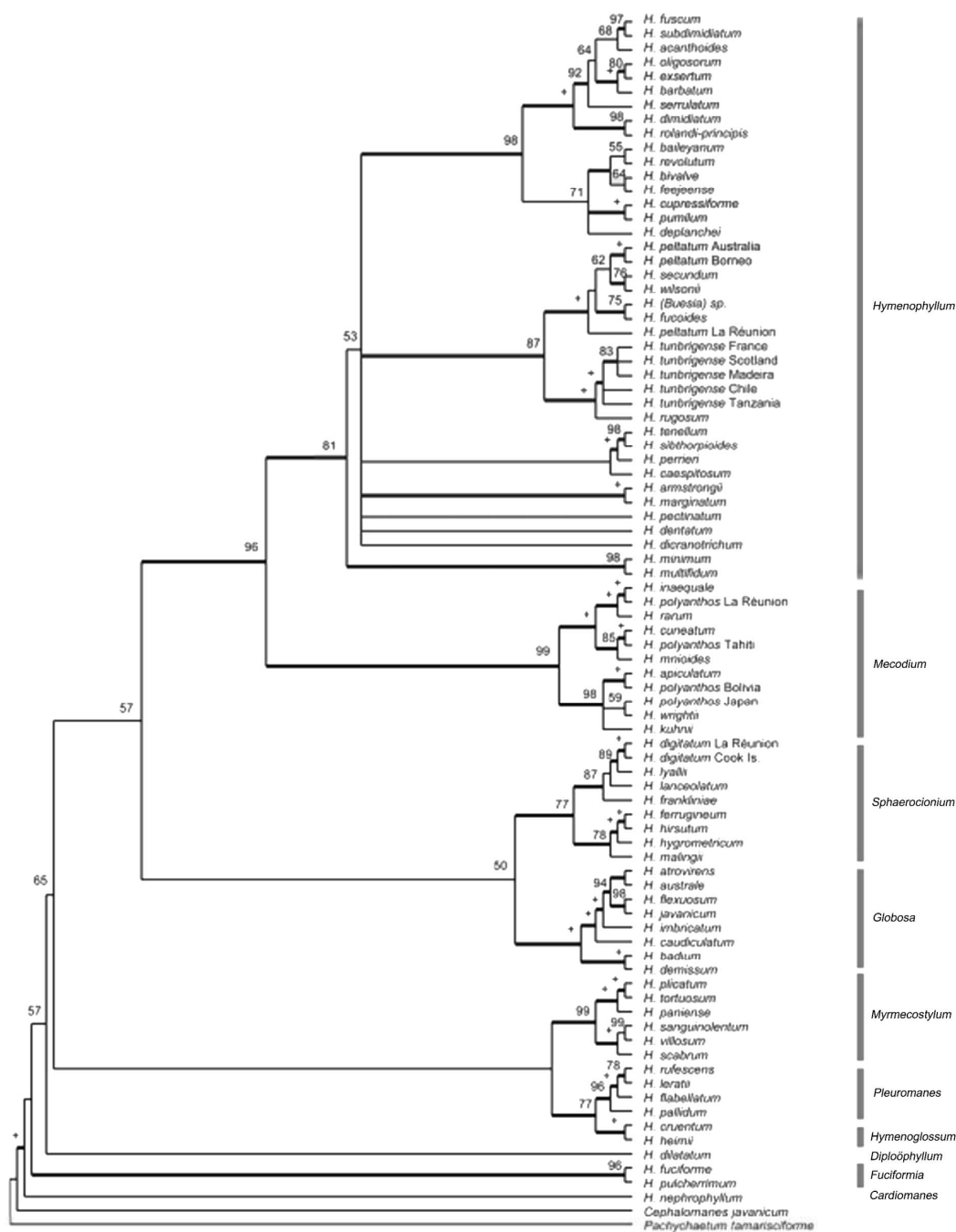


Figura 2. Árbol modificado de Hennequin et al. (2010), donde pueden observarse a la derecha las barras grises indicando los subgéneros de *Hymenophyllum* de acuerdo a Ebihara et al. (2006).

Hennequin et al. (2010) se ocuparon de estudiar el subgénero *Hymenophyllum*, el más diverso y dispar morfológica y citológicamente. Para ello, a las secuencias anteriormente citadas agregaron secuencias del gen *trnG-trnR*, obteniendo como resultado dos clados definidos y varios clados más pequeños con posición ambigua para el subgénero (fig. 101, recuadro gris). Estos autores analizaron también la evolución del número cromosómico, el que sufre una marcada aneuploidía en clados derivados, como así también una manifiesta inestabilidad.

Dentro del área de estudio de esta tesis cabe citar, para la región austral, la contribución de Diem & Lichtenstein (1959), en la que se incluyeron a las especies argentino-chilenas de la familia Hymenophyllaceae; en ese trabajo se resuelven problemas taxonómicos y nomenclaturales, aunque sin haber podido observar la totalidad del material tipo, se citan un total de 21 especies para la zona de los bosques subantárticos de Argentina y Chile; y varias especies nuevas fueron descriptas. Cabe destacar que no existen revisiones sistemáticas posteriores del género sino tratamientos florísticos de la familia para la Patagonia Argentina (de la Sota et al., 1998), Chile (Rodríguez, 1995), Perú (Tryon & Stolze, 1989) y Ecuador (Jørgensen, 1999). En contribuciones más recientes se amplió la distribución de varias especies (Vidoz et al., 1999; Cassá de Pasos et al., 2010).

En Brasil el género fue tratado en la Flora Brasiliensis (Sturm 1859), y por Fée (1869). Para la parte austral, los helechos y licófitas del estado de Santa Catarina fueron estudiados para la “Flora Ilustrada Catarinense” (Sehnem, 1971). Asimismo, existen numerosos estudios florísticos de helechos y licófitas de parques naturales, estatales y municipales (Oliveira Dittrich et al., 2005; Schwartsburd & Labiak, 2007; Hirai & Prado, 2011; Michelon, 2012), y también inventarios (Gasper et al., 2012; Prado & Sylvestre, 2013), siendo necesaria una revisión taxonómica integral de las especies de la región.

4.3 Distribución y hábitat

Estos helechos han desarrollado una estrategia higrófila, por lo que se limitan a ambientes húmedos. Son mayormente epífitos sobre troncos, en bosques húmedos, más raro terrestres o epipétricos. En sitios en donde son abundantes pueden tapizar la superficie del soporte, abarcando distintos sustratos, desde raíces y troncos de árboles vivos o muertos, troncos de helechos arborescentes hasta sobre rocas o suelo del bosque en descomposición, entremezclándose con musgos y otros helechos. En zonas tropicales, ya sea en selvas o bosques de montaña, pueden llegar hasta los 3600 m s.m. En las latitudes más elevadas, pueden ser epipétricos, viviendo refugiados en "microhábitats" a la entrada de las cuevas o pozos, en los acantilados y en las matas cerca de vertientes o cascadas (Hennequin, 2004).

La distribución geográfica de *Hymenophyllum* cubre todos los continentes, con dos importantes centros de diversidad: América Central y del Sur y la región de Australia y Malasia.

Dentro de los subgéneros considerados actualmente, la mayoría poseen representantes en más de un continente, con la excepción de *Cardiomanes* y *Diploöphyllum*, subgéneros monotípicos y endémicos de Nueva Zelanda. El subgénero *Pleuromanes*, habita en los trópicos del viejo mundo, especialmente en la región Pacífica. Algunos comparten su distribución entre Sudamérica y áreas Pacíficas, ya sea Nueva Zelanda (*Fuciformia*), Nueva Zelanda y Nueva Caledonia (*Myrmecostylum*), o regiones tropicales y templadas de Asia y el Pacífico (*Globosa*). *Hymenoglossum* posee representantes en América del Sur y Central, y Madagascar, mientras que *Hymenophyllum*, *Sphaerocionium* y *Mecodium*, son cosmopolitas. En América del Sur se encuentran bien representados los subgéneros *Hymenophyllum*, *Sphaerocionium*, *Mecodium* y *Globosa*; de éstos, los subgéneros *Mecodium* y *Sphaerocionium* presentan el mayor número de especies en el área tropical y subtropical.

Los subgéneros representados en los bosques del sur de Argentina y Chile son: *Hymenophyllum* con 12 especies y *Myrmecostylum* con 4, *Mecodium* con 2, y *Fuciformia*, *Globosa*, *Hymenoglossum* y *Sphaerocionium* con una especie cada uno. Son característicos de la región sur los subgéneros: *Myrmecostylum*, que posee 4 especies locales de un total de 8 (el resto crece en Nueva Zelanda y Nueva Caledonia), una de ellas compartida con el sur de Brasil; *Fuciformia*, que cuenta con una especie en el área y otra en Nueva Zelanda; e *Hymenoglossum*, que cuenta con un total de 3 especies, de las cuales 1 se encuentra exclusivamente en los bosques subantárticos, otra se halla distribuida en Centro y Sudamérica, y la restante en Madagascar.

En el área del sur de Brasil el subgénero mejor representado es *Sphaerocionium* con 14 especies, *Mecodium* tiene 4 especies, *Hymenophyllum* 2, y *Globosa*, *Hymenoglossum* y *Myrmecostylum* 1 especie cada uno. Por último en el noroeste argentino (NOA) se hallan los subgéneros *Sphaerocionium* con 2 especies, y *Mecodium* e *Hymenophyllum* con una especie cada uno. En total, en el Cono Sur (Argentina, Chile, estados meridionales de Brasil, Paraguay y Uruguay) se encuentran 45 especies del género *Hymenophyllum*: 22 en los bosques subantárticos de Argentina y Chile, 23 en el sur de Brasil, 4 en el noroeste argentino, y 1 en Paraguay.

4.4 Estructuras vegetativas y reproductivas

En *Hymenophyllum* el rizoma está caracterizado por ser largo, rastrero, delgado con entrenudos de más de 5 mm de largo, más de cuatro raíces finas por nodo, y las frondes mostrando una filotaxis dística (Hennequin 2004).

Copeland (1938) y Pichi Sermolli (1977) sugieren que el rizoma largo y rastrero con entrenudos largos es ancestral en la familia. Sin embargo, desde un punto de vista ontogenético un rizoma erecto o semi-erecto, con muchas raíces fuertes, también podría aparecer como

ancestral. Las raíces en *Hymenophyllum*, pequeñas y simples, con estela diarca, son uniformes en todo el género, y apoyan la monofilia de éste, por lo que se puede utilizar para la sistemática intragenérica (Hennequin, 2004).

Rizomas

Los rizomas son generalmente largamente rastreros, filiformes, con pelos simples, 2-pluricelulares, con los entrenudos largos y generalmente menos de 2 mm de diámetro. Sólo dos especies son excepciones a esto, y tienen un rizoma breve y casi erecto con entrenudos cortos: *H. pulcherrimum* de Nueva Zelanda y *H. fuciforme* de Chile, siendo esta característica sinapomorfía del subgénero *Fuciformia*.

El sistema vascular de las Hymenophyllaceae es de tipo protostélico. Con un xilema macizo interno, sin parénquima central (aunque en algunos grupos puede aparecer una parenquimatización), rodeado de floema. Ogura (1972) definió para la familia diferentes tipos de estela con una tendencia hacia la reducción de los elementos del xilema: masiva, reducida, mas reducida, dorsiventral, subcolateral, colateral y extremadamente reducida. Hennequin et al. (2006b) codifican 3 tipos de estela para su trabajo, que les ayudó a segregar los diferentes clados que se obtenían para el subgénero *Mecodium sensu* Morton (1968), desde una protostela masiva observada en algunas especies del género hermano *Trichomanes*; una protostela reducida a dorsiventral (fig. 3A-B), en donde los elementos del xilema se reducen, formando una banda ventral y una dorsal en los subgéneros “basales” como *Fuciformia*, *Globosa*, *Myrmecostylum* e *Hymenoglossum*; a una protostela subcolateral (fig. 3C-D), en donde la reducción del xilema continúa, la banda ventral desaparece, en los subgéneros mas derivados *Sphaerocionium*, *Mecodium* e *Hymenophyllum*.

En la gran mayoría de las Hymenophyllaceae el rizoma se cubre en mayor o menor medida de pelos que se han clasificado en 7 tipos (Hennequin et al., 2006b), 6 de los cuales se corresponden con los subgéneros que habitan en el área de estudio, y se ajustan relativamente bien con las características observadas en las descripciones de las especies:

Tipo 1 (Subgén. *Fuciformia*): numerosos, castaño oscuros, 1,5 a 3,5 mm de largo, más o menos adpresos, compuestos de 6 a 20 células de tamaño pequeño a mediano con paredes celulares gruesas, de sección transversal comprimida (fig. 3E).

Tipo 2 (Subgén. *Globosa*): escasos, pardo claros, más o menos adpresos, compuestos por un máximo de 20 células muy cortas, de sección transversal comprimida.

Tipo 3 (Subgén. *Myrmecostylum*): rígidos, pardos a castaño oscuros, 1,5 mm long., más o menos adpresos, compuesto por hasta 10 células de tamaño mediano, con gruesas paredes celulares, de sección transversal más o menos comprimida (fig. 3F).

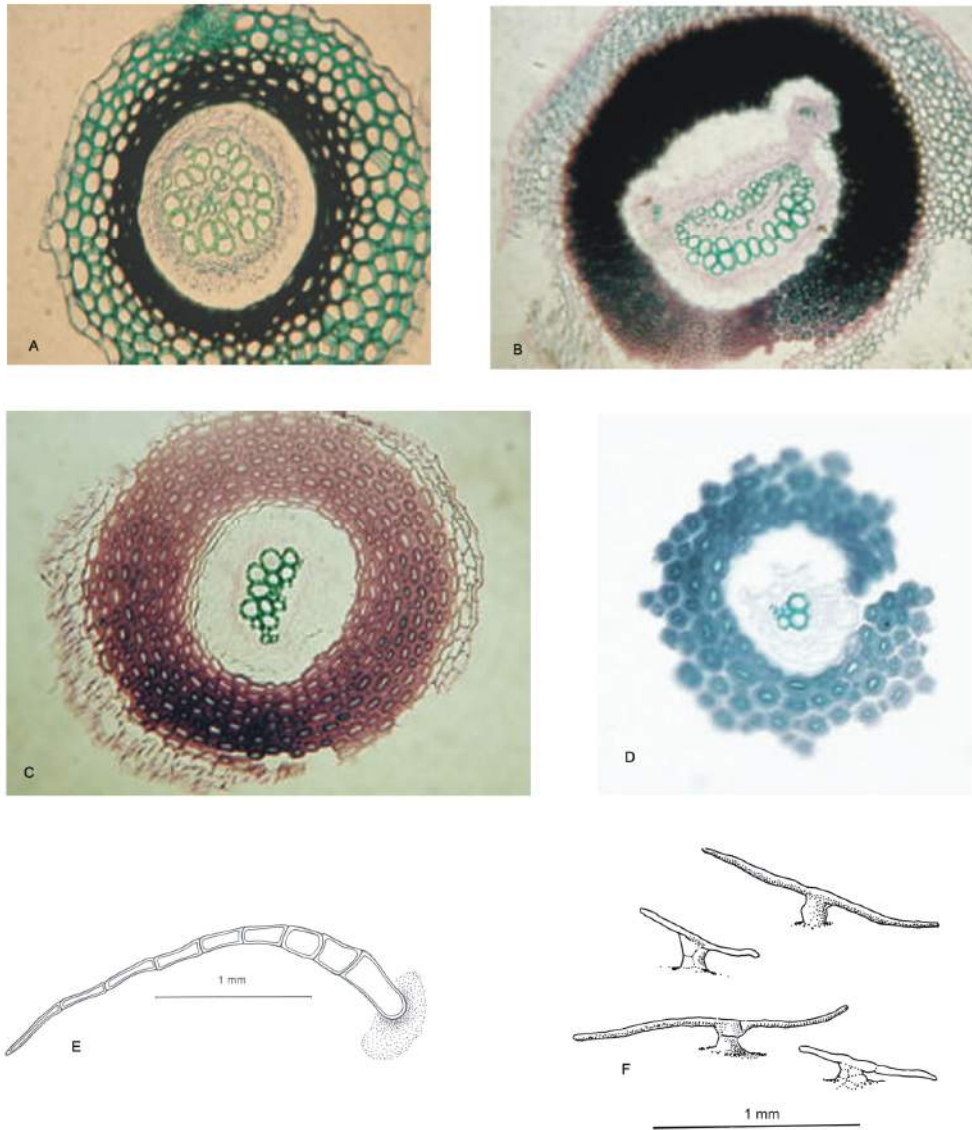


Figura 3. A-D, cortes de rizomas (tomado de Hennequin 2004). A, estela muy reducida: *H. flabellatum*. B, estela dorsi -ventral: *H. dilatatum*. C-D, estelas sub-colaterales, C, *H. deplanchei*. D, *H. dicranotrichum*. E-F, pelos del rizoma. E, pelo tipo 1: *H. fuciforme* (subgén. *Globosa*). F, pelo tipo 3: *H. plicatum* (subgén. *Myrmecostylum*).

Tipo 4 (*H. scabrum* [subgén. *Myrmecostylum*], única especie con este tipo de pelos, habita en Nueva Zelanda): numerosos, rígidos, de color ferrugíneo, 2,5 mm long., adpresos, compuestos por un máximo de 50 células pequeñas con paredes celulares gruesas, de sección circular.

Tipo 5 (Subgén. *Hymenoglossum*): numerosos, delgados, más o menos rizados, lanosos, transparentes a pardo claros, hasta de 3 mm de largo, no adpresos, compuestos por 6 a 15 células de tamaño mediano a grande, con paredes celulares delgadas, sección transversal comprimida.

Tipo 6 (Subgén. *Sphaerocionium*): numerosos, delgados, rígidos y transparentes a castaños oscuros, hasta de 1,5 mm de largo, no adpresos, compuestos de uno a 6 células muy largas con paredes celulares delgadas, de sección circular transversal.

Tipo 7 (Subgén. *Mecodium*, *Hymenophyllum*): escasos, de color castaño oscuro, de hasta 1 mm, más o menos adpresos, con un máximo de 6 células con paredes celulares gruesas, de sección circular.

En el presente trabajo sólo se utilizaron las características de los pelos del rizoma con fines descriptivos, y no se usaron para diferenciar especies cercanas. Sin embargo pueden ser útiles, como se ha visto, para diferenciar subgéneros.

Frondes

Las frondes son monomórficas, en general de 1-30 cm de longitud, pendientes en la gran mayoría de las especies. Su desarrollo es muy desigual y muchas no llegan a desarrollarse completamente. Los subgéneros *Sphaerocionium* y *Mecodium* poseen una gran diversidad, con algunas especies con frondes muy pequeñas y otras con frondes muy largas, hasta de 1 m en especies Sudamericanas de *Sphaerocionium* (Hennequin, 2004).

De las especies estudiadas *Hymenophyllum caespitosum* se caracteriza por poseer las frondes más pequeñas (0,5 cm long.), mientras que *H. caudiculatum* posee frondes hasta de 30 cm, y *H. fuciforme* hasta de 60 cm.

Pecíolos

Los pecíolos son filiformes, rígidos, glabros a pilosos. Pueden ser alados desde la base, hacia el ápice o no alados. Si bien este carácter suele ser útil para la identificación a nivel específico, no parece guardar relación con la sistemática del género (Hennequin, 2004).

El color, pardo o pardusco, o más oscuro hasta negro, y la presencia y tipo de indumento se utiliza en las descripciones.

Láminas

Las láminas son en general pinnatífidas a varias veces divididas, generalmente de 1 a pocas células de espesor, sin estomas, glabras a densamente pilosas o con pelos sólo sobre las venas y/o márgenes. Los segmentos son lineares, de margen entero o dentado, con una sola vena.

Una de las características de la familia es la hoja típicamente de una célula de espesor (a excepción de las nervaduras), desprovista de estomas y, en general, de cutícula. Esta característica de las Hymenophyllaceae le da una apariencia delicada, membranosa y transparente, de ahí el nombre de la familia (hymen = membrana y phyllos = hoja) y el término vernáculo Inglés "Filmy ferns" (filmy = membrana) (Hennequin, 2004). Algunas especies tienen un limbo parcialmente más grueso, especialmente en los márgenes o cerca de las nervaduras. Este es el caso de *H. caudiculatum*, cuyo subgénero *Globosa* esta soportado por este caracter, entre otros.

En la división de la lámina se observa también gran variedad, aunque la mayoría de las especies poseen frondes muy divididas (tri-quadrupinnatífidas) (fig. 4). El subgénero *Hymenoglossum* tienen hojas simples en la especie *H. cruentum*, siendo un caso excepcional. *Hymenophyllum caespitosum* presenta láminas verdaderamente pinnadas, ya que las pinnas poseen un pequeño pedicelo y su lámina no se une al raquis. Este caso también se da en las pinnas basales de *H. ferrugineum*, y en algunas otras especies del subgénero *Sphaerocionium*. Sólo en estos casos se utilizó el término "pinnada" considerándolas como "pinnatífidas", cuando la lámina se une ya sea al raquis (cuando éste es no alado) o al ala del raquis (cuando es alado).

El margen de la lámina puede ser entero, dentado o ciliado. Los dientes pueden ser finos o gruesos, más o menos numerosos y generalmente irregulares. Esto se observa en el subgénero *Hymenophyllum*, aunque no en todas las especies, mientras que el subgénero *Myrmecostylum* posee variedad de tipos de márgenes en sus láminas, desde dentado-ciliados (*H. magellanicum*, *H. tortuosum*), o cortos dientes, a veces rematados en pelos de 1 a varias células (*H. krauseanum*), a irregulares (*H. plicatum*).

Un tipo de especialización del margen observable en *Hymenophyllum* se da en *H. cruentum*, que posee células marginales con paredes engrosadas, pequeñas, dispuestas de dos a tres filas superpuestas, creando una especie de margen engrosado de la lámina (fig. 4G).

El tipo de ramificación de las nervaduras también parece ser un carácter relevante. La nerviación se llama catádroma cuando la primer pínula que se inserta en la pinna, está dirigida hacia la base de la fronde, anádroma cuando se dirige hacia el ápice. Cuando hay una orientación que no puede ser definida, se llama isódroma. En Hymenophyllaceae, ambos tipos están presentes, pero sólo la nerviación anádroma se observa en *Hymenophyllum* (Hennequin, 2004).

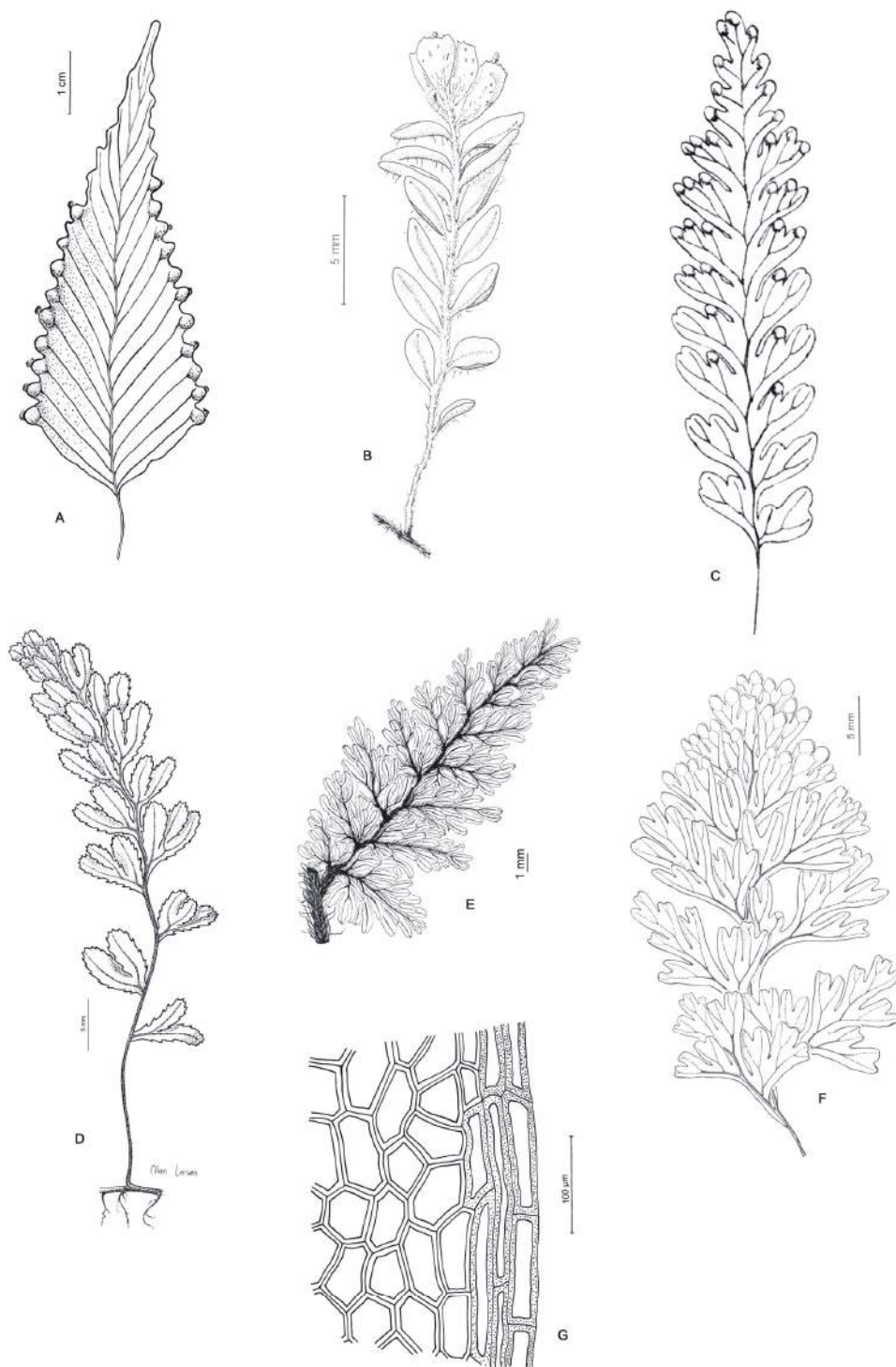


Figura 4. A-F, tipos de lámina. A, lámina entera (*H. cruentum*). B, pinnada (*H. caespitosum*). C, pinnatifida (con pinnas lobuladas) (*H. asplenioides*). D, pinnado-pinnatifida (*H. falklandicum*). E, tripinnado-pinnatifida (*H. dentatum*). F, 2-3pinnatifida (*H. cuneatum*). G, especialización del margen de la lámina en *H. cruentum*.

Copeland (1937, 1938) consideró la estructura de la pared celular, como importante para distinguir los géneros que él definió. Estas paredes celulares varían de rectas a onduladas y de finas a engrosadas o puntuadas.

Indumento

La presencia de pelos persistentes en el rizoma o frondes, ya sea en el margen o ejes (raquis, nervaduras), y especialmente el tipo de pelo observado se considera como un carácter diagnóstico potencialmente valioso (Hennequin, 2004). En las frondes se pueden definir diferentes tipos de pelos, a veces relacionados con los observados en el rizoma. Mencionamos aquí los tipos principales observados en el área de estudio (modificado de Hennequin, 2004):

1) Pelos simples, multicelulares compuestos por 2 a 7 células, rara vez 1-celulares (papilas, fig. 5A), pálidos a castaño oscuros, de 0,5 a 2 mm de largo, con el ápice agudo, se ubican en general sobre los ejes, muy rara vez sobre el margen. Presentes en muchas especies del subgénero *Hymenophyllum* (fig. 5B-C).

2) Pelos marginales bifurcados que nacen a partir de una célula, pardo claros a traslúcidos, se observan en el margen de la lámina de *H. dicranotrichum* (subgén. *Hymenophyllum*), además de los pelos simples ya mencionados, sobre las nervaduras (fig. 5D).

3) Pelos por lo general bicelulares, de color rojizo, se ven en gran número en las venas inferiores de *H. caespitosum*. Por su estructura, estos pelos son similares al tipo 1) formados por el mismo número de células (fig 5E).

4) Pelos estrellados, a veces pedicelados, marrón pálido a transparentes, de 0,2 a 0,5 mm de largo, presentes en los márgenes, nervaduras, y a veces sobre la lámina. Son característicos de *Sphaerocionium*. Estos pelos fueron clasificados en varios subtipos por Morton (1947) e Iwatsuki (1982). En el presente trabajo se utilizó la terminología utilizada en Lellinger (1991) para los distintos tipos de divisiones de los pelos. Los más importantes son los siguientes:

- Bifurcados: divididos en dos radios iguales o casi iguales por encima de la base (pedicelados).
- Basalmente bifurcados: bifurcados desde la base (no pedicelados).
- Doblemente bifurcados: dividido por encima de la base en dos radios (pedicelados), y con cada radio dividido en otros dos.
- Estrellados: divididos en 3 o más radios por encima de un pecíolo (pedicelados) (fig. 5F, G).
- Basalmente estrellados: ramificados desde la base en tres o más radios (no pedicelados).
- Doblemente estrellados desde la base: ramificados en la base en dos o más radios y con cada uno de ellos dividido en tres o más radios (fig. 5H, I).

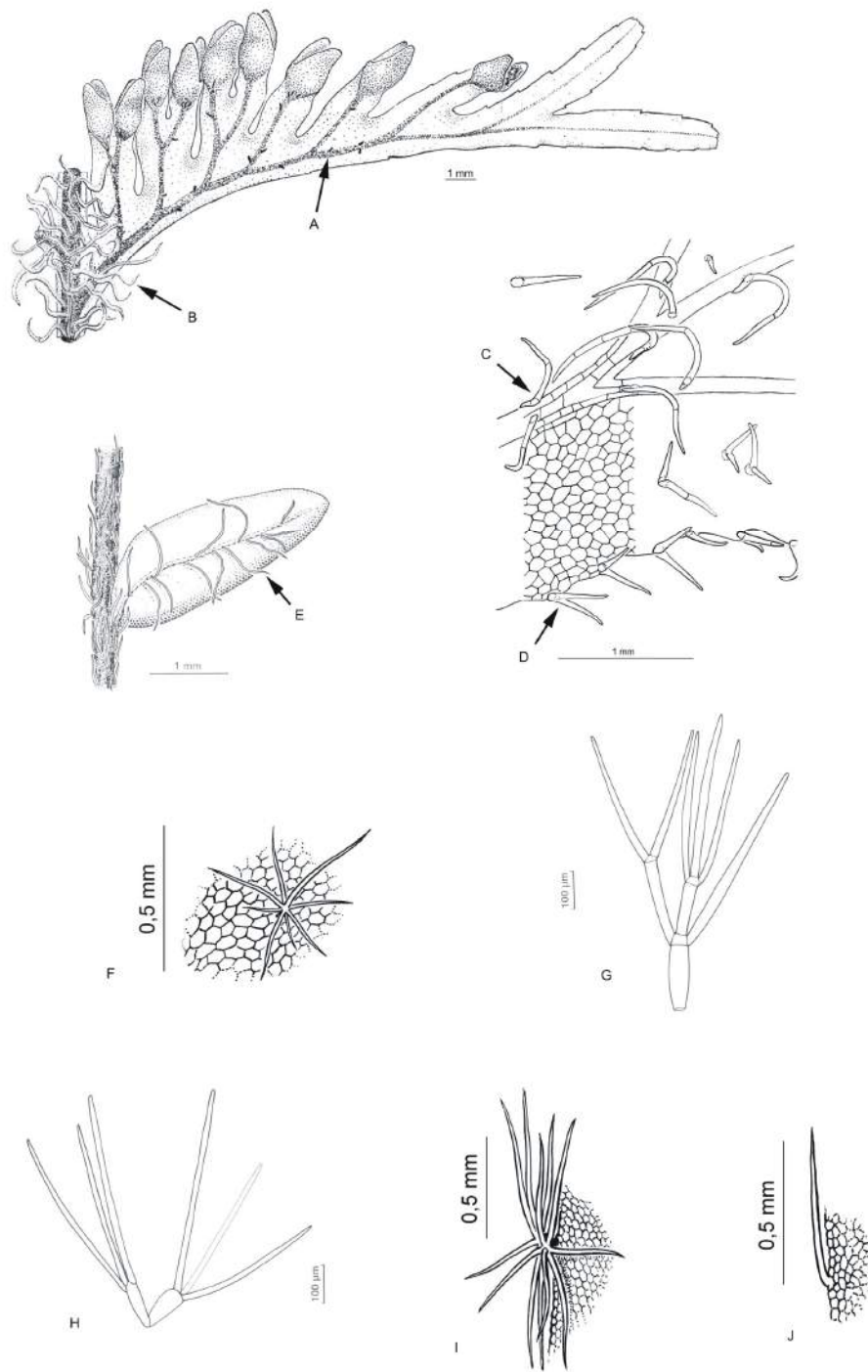


Figura 5. Indumento. A-E, indumento en subgén. *Hymenophyllum*. A, papilas cortas en las costas en *H. pectinatum*. B, pelos blanquecinos en el envés del raquis. C, pelos sobre los ejes en *H. dicranotrichum*. D, pelos de 2 células sobre el margen en *H. caespitosum*. E, pelos bicelulares en la parte inferior de las venas en *H. caespitosum*. F-J, indumento en subgén. *Sphaerocionium*. F, pelo estrellado sobre la lámina de *H. fragile*. G, pelo estrellado del raquis de *H. ferrugineum*. H, pelo basalmente bifurcado y luego estrellado del margen de la lámina en *H. ferrugineum*. I, pelo doblemente estrellado desde la base del margen de la lámina en *H. pulchellum*. J, pelo simple del margen de la lámina en *H. microcarpum*.

Raquis

El raquis puede ser alado, no alado, o alado hacia el ápice. El margen puede ser entero, dentado, o irregular, generalmente al igual que en los segmentos. Los márgenes y ejes se encuentran cubiertos de pelos en el subgénero *Sphaerocionium*, frecuentemente estos pelos están más divididos sobre el raquis que sobre las costas o márgenes de los segmentos.

Pinnas

Las pinnas poseen una forma o contorno que puede ser desde oblongo (fig. 5E), subflabelado a falcado (pinna en fig. 5AB), trapeziforme (fig. 6C), o más comúnmente ovado-lanceolada (fig. 6E). Pueden ser desde enteras a 3-4-pinnatífidas. Dentro del subgénero *Hymenophyllum* encontramos algunas particularidades con respecto a la simetría. En algunos casos poseen una nervadura principal en posición central, que define pinnas divididas hacia ambos lados, y en otros la nervadura principal es basal, y las pinnas se desarrollan sólo hacia el lado acroscópico. Existen también casos difíciles de determinar, Diem & Lichtenstein (1959) consideraron este carácter importante para diferenciar dos grupos: uno en el cual todas las pinnas estaban divididas hacia ambos lados, y otro en el cual sólo las basales se dividen hacia ambos lados, mientras que las restantes se dividen sólo acroscópicamente. Aquí se cree que este carácter no es adecuado en muchos casos, principalmente en las pinnas apicales, por lo tanto se optó por diferenciar sólo entre, por un lado aquellas plantas con todas las pinnas divididas acroscópicamente, con una nervadura basal predominante, y pinnas de contorno flabelado o trapeziforme, y por otro aquellas con (por lo menos) las pinnas basales divididas hacia ambos lados, y las restantes divididas hacia ambos lados o no, carácter que agrupa a especies cercanas como *H. tunbrigense* var. *cordobense*, y *H. megachilum*, que presentan casos de pinnas apicales difíciles de definir. Mientras que la primera posee las pinnas apicales menos divididas y con segmentos principalmente acroscópicos, la segunda posee las pinnas apicales más desarrolladas, frecuentemente con segmentos hacia ambos lados.

Soros

Los soros se ubican terminales sobre las venas. Los indusios, llamados también involucros, se desarrollan alrededor de un receptáculo que portan a los esporangios. Éste se desarrolla siempre en una posición marginal, y es la extensión de una nervadura. Tres posiciones fueron definidas por Prantl (1875) para Hymenophyllaceae, que se relacionan con el tipo de nerviación: la posición epitáctica está asociada a una nerviación catádroma (que se observa en el género *Trichomanes*). Este tipo de nerviación, en donde la primer división se produce hacia la base de la fronde, en general porta soros que se ubican en el extremo de un nervio distal, y no permite, por lo menos en teoría que continúe el crecimiento del nervio. Por lo tanto se asocia a un tipo de crecimiento determinado (Morton, 1968). La posición paratáctica se

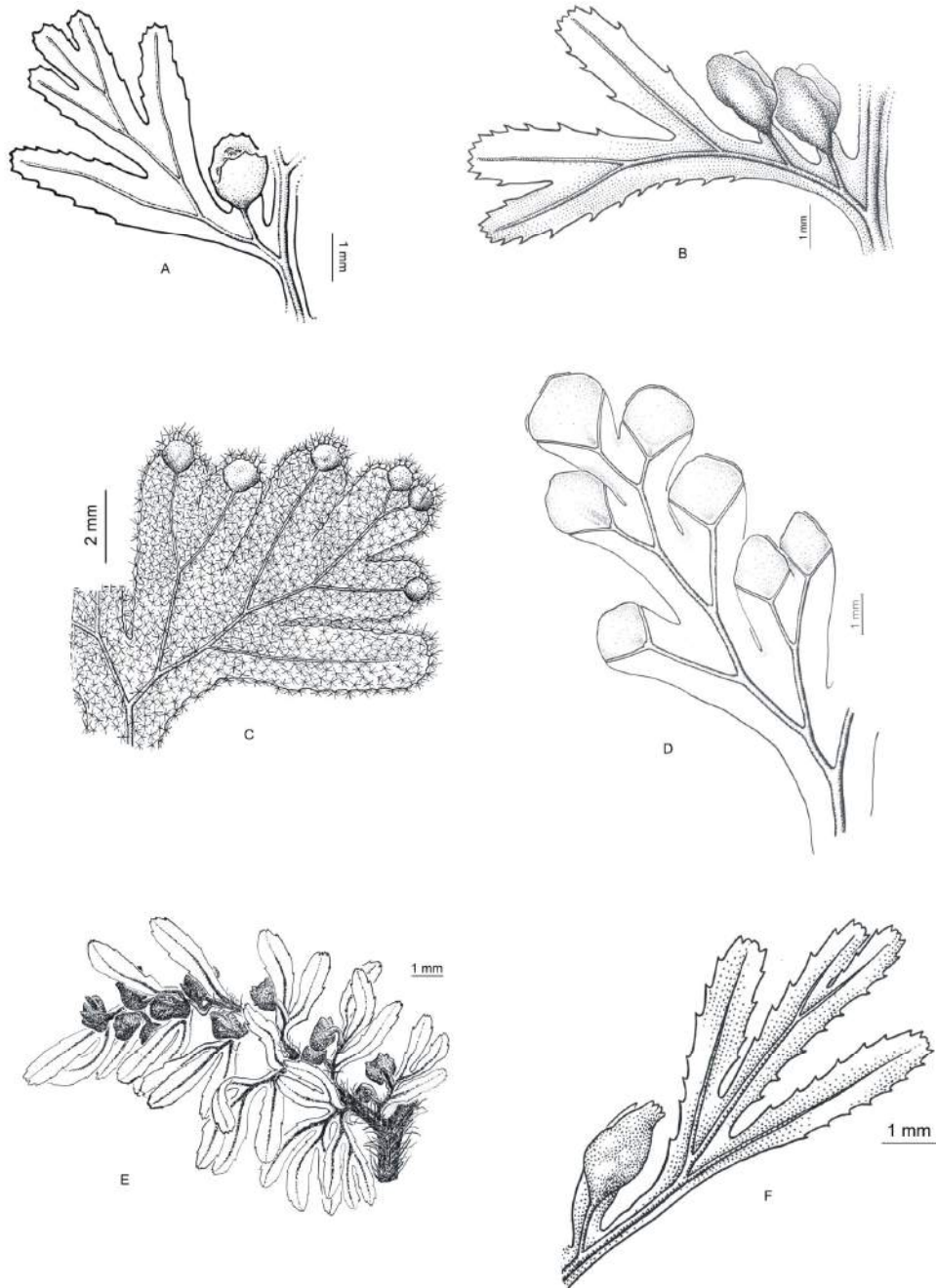


Figura 6. Pinnas. A, pinna apical mas desarrollada del lado acroscópico (*H. tunbrigense* var. *cordobense*). B, pinna flabelada, dividida acroscópicamente, soros del lado acroscópico (*H. peltatum*). C, pinna trapeziforme, dividida hacia ambos lados, soros sobre ambos lados (*H. fragile*). D, pinna trapeziforme (*H. cuneatum*). E, pinna ovado-lanceolada, con soros sobre ambos lados (*H. dentatum*). F, pinna flabelada a romboidal, con el lado acroscópico mas desarrollado (*H. megachilum*).

relaciona con una nerviación anádroma (en todas las especies de *Hymenophyllum*), donde el soro se origina sobre una nervadura proximal o lateral, y permite que continúe el crecimiento de la pinna, en teoría indefinidamente, por lo que se la asocia a un crecimiento indeterminado. Por último en la posición pantotáctica, los soros extienden en la mayor parte de las nervaduras. Esta posición se da en *Cardiomanes*, un subgénero monotípico endémico de Nueva Zelanda que posee una hoja reniforme, completamente rodeada de indusios en los extremos de cada una de las nervaduras. Es el único representante del género que puede considerarse pantotáctico (Hennequin, 2004).

En el subgénero *Hymenophyllum*, los soros son relativamente pocos y típicamente posicionados en el primer segmento secundario acroscópico, cercano al raquis, denominado subaxilar, a menudo un soro por pinna, en ocasiones más (fig. 6A, B), o también sobre los primeros segmentos terciarios próximos al raquis secundario. Existe un caso único en el subgénero que posee soros a ambos lados de las pinnas (*H. dentatum*, fig. 6E). En *Mecodium* y *Sphaerocionium*, así como en las especies de *Myrmecostylum*, *Globosa* y *Fuciformia*, los soros se desarrollan en la mayoría de los segmentos, sobre ambos lados de la pinna, generalmente en la parte superior de la fronde (fig. 6C, D).

La orientación del soro fue considerada un carácter relevante por Diem & Lichtenstein (1959), que señalan que las especies del subgénero *Hymenophyllum* tienen un soro arqueado en la base, y orientado en un plano perpendicular a la lámina. Morton (1968) utiliza este carácter para distinguir su sección *Hymenophyllum*. Este carácter se utiliza para la sistemática del género, sin embargo se observó que algunos ejemplares de una misma especie, o todos, en especies como por ejemplo *H. umbratile*, a pesar de poseer los soros (levemente) arqueados en su base, presentan sus indusios en el mismo plano de la lámina y son por esa condición separados de su especie filogenéticamente más cercana, en este caso *H. peltatum*.

Indusios

En las Hymenophyllaceae los indusios se denominan generalmente involucros. Se definen dos tipos: involucro bivalvo presente en *Hymenophyllum* e involucro tubular en *Trichomanes*. Sin embargo, se observan formas intermedias, que condujeron al abandono del sistema bigenérico clásico. Iwatsuki (1977) propuso un tipo adicional de involucro: involucro obcónico con extremo bilabiado (en *H. caespitosum*) (Hennequin, 2004) (fig. 8C).

La base del involucro, es un engrosamiento del tejido donde se conecta la vena con el receptáculo y con la unión de las valvas en la lámina. En algunos subgéneros de *Hymenophyllum* (*Sphaerocionium*, *Globosa*, y algunas especies de *Mecodium*) esta base no se desarrolla, y se observa simplemente la duplicación de la lámina (fig. 7A, B). En el subgénero *Hymenophyllum* se observa frecuentemente la base del involucro engrosada, de forma aguda y sin venillas laterales (fig. 7C, D). En otras especies, como las de los subgéneros *Myrmecostylum*

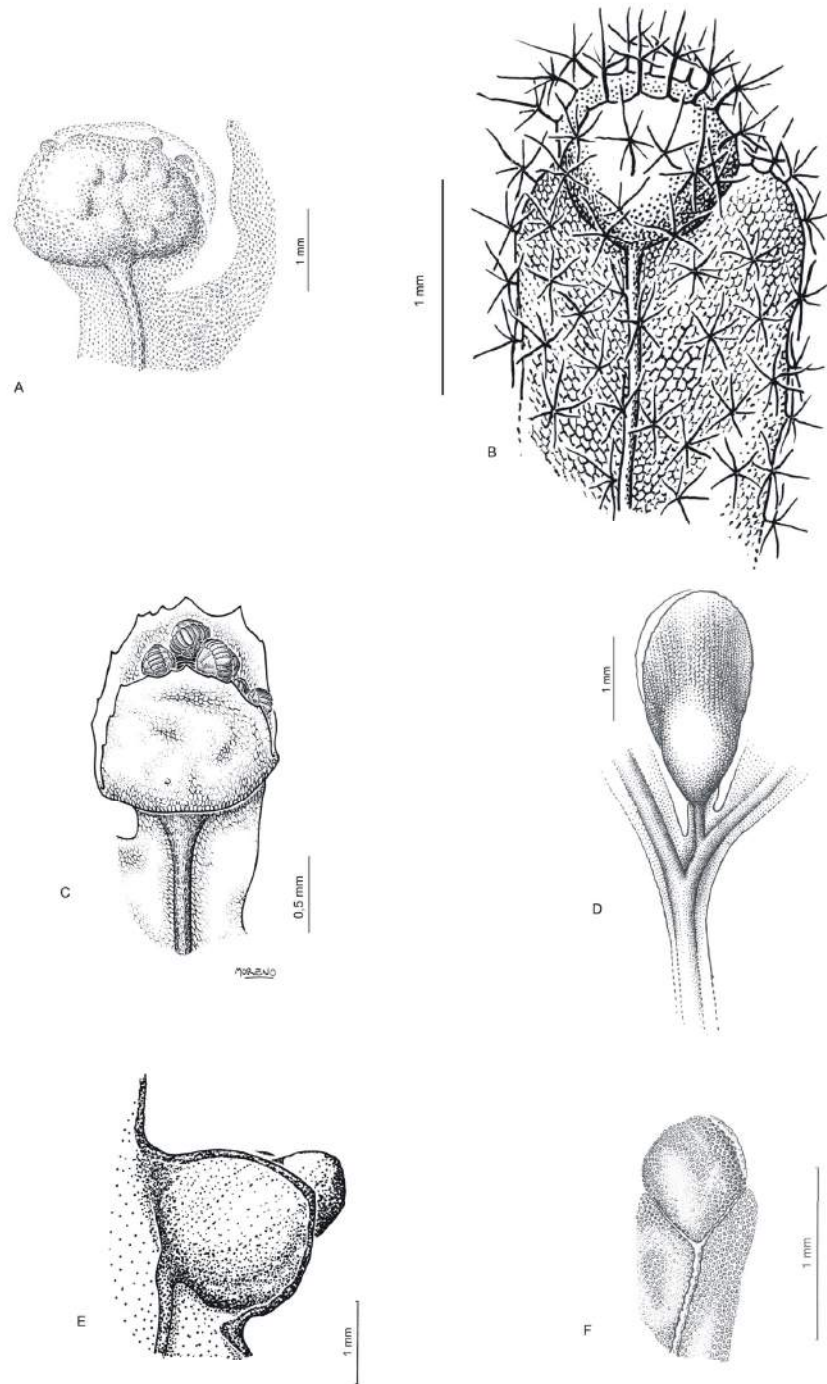


Figura 7. Soros. A, indusio reniforme de base plana, no inmerso en la lámina, valvas abiertas hasta la base (*H. caudiculatum*). B, indusio orbicular, inmerso hasta la mitad en la lámina, base no engrosada (*H. fragile*). C, indusio ovado, valvas abiertas más de la mitad, ápice con margen irregular (*H. tunbrigense* var. *cordobense*). D, indusio obovado, no inmerso en la lámina, base engrosada (*H. peltatum*). E, indusio orbicular, inmerso menos de la mitad, base engrosada (*H. cruentum*). F, indusio suborbicular, inmerso hasta la mitad, base con venillas laterales (*H. cuneatum*).

y *Mecodium*, o en las especies *H. cruentum* e *H. caespitosum*, se observan venillas laterales acompañando la base del indusio (fig. 7E, F).

Las valvas pueden estar más o menos sumergidas en la lámina. Están aproximadamente hasta la mitad en el subgénero *Hymenoglossum*. En algunas especies de *Sphaerocionium* y muchas de *Mecodium*, *Globosa*, y *Fuciformia* sus valvas están abiertas prácticamente hasta la base. En subgéneros con indusios pedunculados, como lo es *Hymenophyllum* las valvas del involucro pueden fusionarse, con una longitud variable, dando la apariencia de un tubo en su base.

Receptáculos

El receptáculo en *Hymenophyllum* es una porción de tejido alimentado por la nervadura del segmento, en el extremo de éste, que crece por dentro del involucro, y sobre la cual se desarrollan los esporangios. En *Hymenophyllum* el receptáculo es rara vez exerto (es decir, más largo que las valvas), pero su longitud varía entre los subgéneros. En algunos, supera en gran medida el involucro, mientras que en otros (*Sphaerocionium*, *Mecodium*), es muy corto. Su forma también es muy variable, desde globular (en *H. cruentum*), orbicular (subgén. *Globosa*) hasta filiforme, claviforme o cilíndrico (fig. 8). Las formas cilíndricas y delgadas son las más comunes y también están presentes en *Trichomanes* (Hennequin, 2004). Diem & Lichtenstein (1959) distinguen dos tipos de receptáculos en función de la posición de los esporangios sobre ellos: receptáculos completamente (o casi completamente) cubierto con esporangios, y receptáculos parcialmente cubiertos, su base está despojada de esporangios, en al menos un octavo de su longitud total. En muchos casos los receptáculos continúan creciendo luego de madurar (como en *Myrmecostylum*, y en *H. caespitosum*) (fig. 8C, D).

Esporas

Las esporas son triletes, tetraédrico-globosas, verdes, con perisporio muy delgado y exosporio granular a equinado (de la Sota et al., 1998). Diámetro ecuatorial de 20-55(70) μm y diámetro polar de 16-45 (66) μm , la lesura es cónica en sección, 20 μm de largo y alcanza el ecuador (Morbelli et al., 2010). Poseen clorofila y germinan rápidamente, incluso antes de la dehiscencia del esporangio y la apertura de la pared de la espora. Su ornamentación es heteromórfica papilácea, granulada o gruesamente equinada (Copeland, 1938; Tryon y Tryon, 1982). Morbelli (1980) realizó un trabajo descriptivo de las esporas y una clave para las especies del sur de Argentina, obteniendo diferencias principalmente en el espesor y la ornamentación de la exina. Otros estudios realizados sobre las esporas del género (Lorscheitter et al., 1999; Morbelli et al., 2010) no proporcionan evidencia sobre la utilidad de las características de la pared de las esporas en la sistemática del género a nivel intraespecífico, aunque Morbelli et al. (2010) sugieren que el contorno, la forma de la lesura y la ornamentación

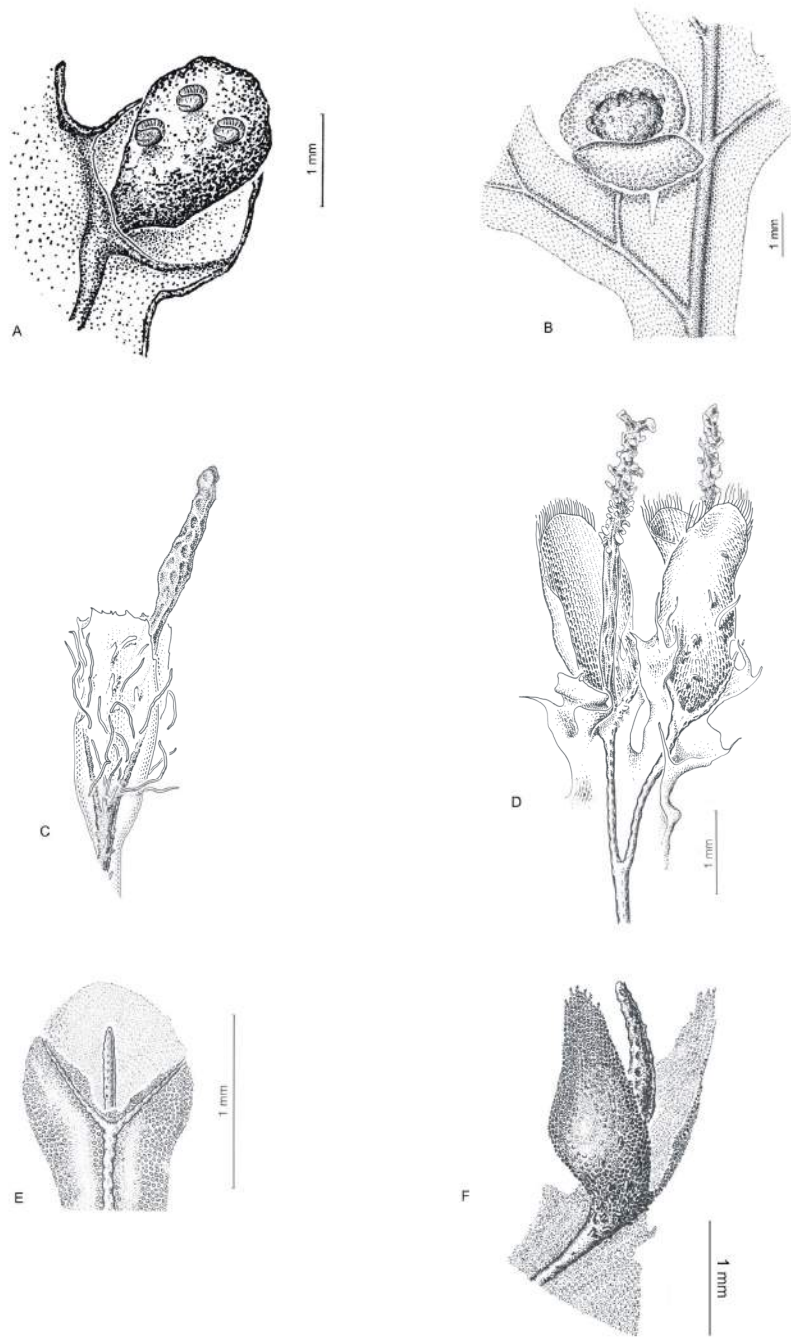


Figura 8. Receptáculos. A, globular (*H. cruentum*). B, orbicular (*H. caudiculatum*). C, claviforme, exerto (*H. caespitosum*). D, cilíndrico, exerto, con marcas de los esporangios en su mitad superior (*H. tortuosum*). E, filiforme, inserto (*H. cuneatum*). F, cilíndrico, adelgazándose en la base (*H. rugosum*).

pueden ser de utilidad para diferenciar géneros. En ausencia de datos precisos para la sistemática del género, los caracteres de las esporas no se utilizan en este estudio. Sin embargo, y debido a los antecedentes mencionados sería de utilidad continuar con las investigaciones.

Número cromosómico

Hennequin et al. (2010) proponen un número cromosómico ancestral de $n=36$ para la familia, a partir de reconstrucciones realizadas con conteos cromosómicos, analizados en conjunto con análisis filogenéticos. Lo mismo ocurre en *Hymenophyllum*, donde este número cromosómico aparece de una forma bastante homogénea en casi todos los subgéneros como: *Cardiomanes*, *Fuciformia*, *Diploöphyllum*, *Myrmecostylum*, *Pleuroman*, *Hymenoglossum*, *Globosa* y *Sphaerocionium*. Los números cromosómicos bajos están restringidos a los subgéneros más derivados *Mecodium* e *Hymenophyllum* y es probable que hayan surgido de eventos de reducción (Hennequin et al., 2010). En el subgénero *Mecodium* se habría dado el paso desde un ancestro con $n=36$ a la condición actual de $n=28$, aunque los autores no arriesgan de que modo. Las especies basales dentro del subgénero *Hymenophyllum* poseen $n=26$ (*H. multifidum* e *H. minimum*) (fig. 101). Estas a su vez podrían haber dado lugar a los números 14 y 13 respectivamente (Hennequin et al., 2010). El clado "*H. acanthoides*" posee una transición de $n=22$ a $n=21$. En el clado "*H. tunbrigense*" se observan números que van desde 28, 18, 14, 13, 12, 11, debido probablemente a pérdidas y reacomodamiento cromosómico (ver fig. 101). Hennequin et al. (2010) hipotetizan una coincidencia entre una regresión (disminución del tamaño) morfológica y una regresión en el número cromosómico. Para un resumen de los números cromosómicos conocidos para las especies presentes en el área de estudio véase el Apéndice 2.

V. TRATAMIENTO TAXONÓMICO

5.1 Materiales y métodos

Se analizaron alrededor de 2000 ejemplares depositados en los herbarios BA, BAB, BCRU, CONC, CORD, CTES, LIL, LP, MCNS, SI (Thiers [continuously updated]). Además se observó y fotografió el material depositado en los principales herbarios del sur y sudeste de Brasil (ICN, PACA, FLOR, HBR, FURB, JOI, MBM, UPCB, SP, SPF, RB, HB).

Una parte importante de los especímenes estudiados fueron recolectados en el área de estudio en exploraciones recientes, realizándose fijación de muestras, observaciones de las plantas a campo y de sus ambientes. Fueron realizadas en total 7 campañas de colección de especímenes:

- 1) Provincia de Chubut, Parque Nacional Los Alerces, en octubre de 2008. Este viaje fue llevado a cabo gracias al apoyo de la Myndel Botanica Foundation, y fueron localizadas nuevas citas para las especies *H. caudiculatum* e *H. fuciforme*.
- 2) Provincia de Córdoba, en octubre de 2009. Se coleccionó *H. tunbrigense* var. *cordobense* en varias localidades de esta provincia.
- 3) Provincia de Tucumán, en noviembre de 2009. Se coleccionó material de las especies *H. capurroi* e *H. tunbrigense* var. *cordobense*.
- 4) Regiones de Los Lagos y de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo, Chile, durante noviembre de 2009. Fueron colectadas varias especies típicas de esta área. Este viaje contó con el apoyo de la Myndel Botanica Foundation.
- 5) Provincia de Jujuy, Parque Nacional Calilegua, en julio de 2010. En este viaje se colectaron ejemplares de las especies *H. capurroi*, *H. crispum*, *H. polyanthos* e *H. tunbrigense* var. *cordobense*.
- 6) Parques Nacionales Nahuel Huapi, en la provincia de Río Negro, y el Parque Nacional Los Arrayanes, en la provincia de Neuquén, en febrero de 2011. En este viaje se visitó Puerto Blest, en donde se pudo hallar una nueva localidad para *H. fuciforme*, y varias especies típicas de los bosques del sur, entre ellas especímenes de *H. darwinii*, *H. ferrugineum* e *H. tunbrigense*.
- 7) Regiones de Biobío, Araucanía, y Los Lagos, Chile, en febrero de 2012. Este viaje se llevó a cabo gracias al apoyo de la Myndel Botanica Foundation. Se colectaron especímenes en los siguientes Parques Nacionales: Nahuelbuta, Conguillío, Villarrica, Puyehue, Vicente Pérez Rosales, Alerce Andino y Chiloé.

Para la aplicación de los nombres correctos, sus sinónimos y para resolver problemas nomenclaturales de taxones poco claros, se examinaron de aproximadamente 330 ejemplares

Tipo, depositados en los herbarios B, BA, BAB, BM, BAB, BR, E, G, GB, GH, GOET, HAL, IT, K, LE, LIL, LINN, LP, M, MA, MBM, MPU, NY, OXF, P, PACA, PI, PR, S, SGO, SI, SP, TO, UC, UPCB, UPS, US, W.

Para las descripciones morfológicas se siguió la terminología propuesta por Lellinger (2002). Las descripciones se basaron en caracteres vegetativos y reproductivos: tipo de rizoma, pelos rizomáticos, longitud, sección y presencia de alas en el pecíolo, disposición de las frondes; contorno y división de la lámina, margen, tipo y posición de los tricomas; color, pilosidad y tipo de alas de los ejes; forma, división y tamaño de las pinnas; forma, ancho y ápice de los segmentos; número y posición de los soros en la pinna y con respecto al plano de la lámina; forma e inmersión en la lámina de los involucros; y forma y posición de los receptáculos. Muchos de estos caracteres fueron usados para separar géneros (Copeland, 1938) y en la clasificación actual para diferenciar subgéneros (Ebihara et al., 2006; Hennequin et al., 2006b).

Se incluyeron en la lista sinonímica solamente los nombres de especies que fueron citados alguna vez para la región estudiada, haciéndose referencia a la bibliografía cuando la especie posee una lista de sinónimos más extensa.

Bajo cada especie se detalla el material representativo citado para el área de estudio. Para la observación en microscopio el material fue diafanizado sumergiéndolo repetidas veces en hipoclorito de sodio al 5 % e hidróxido de sodio al 3 % durante lapsos de una hora o menos.

El material fue estudiado bajo lupa Willd M51 y microscopio fotónico Willd M201, y dibujado con cámara clara.

5.2 Descripción del género *Hymenophyllum*

Hymenophyllum Sm., Mem. Acad. (Turin) 5: 418, pl. 9, f. 8. 1793. Especie tipo: *H. tunbrigense* (L.) Sm. (= *Trichomanes tunbrigense* L.).

Helechos epífitos, epipétricos o raramente terrestres; rizoma largamente rastrero, piloso, los tricomas castaños o rojizos, simples, 2-pluricelulares.; frondes monomórficas, delgadas y delicadas, en general pequeñas, hasta de 60 cm, distantes; pecíolos generalmente más cortos que la lámina, delicados, teretes, sin alas o alados, glabros a pilosos; láminas simples o lobadas a varias veces divididas, de 1 a pocas célula de espesor, sin estomas, determinadas o indeterminadas, lineares a sublabeladas, planas, onduladas o crespadas, glabras a densamente pilosas o solo con pelos sobre las venas y/o márgenes, cuando pilosas con los tricomas simples, bifurcados o estrellados; últimos segmentos (lacinias) lineares, con los márgenes enteros a aserrados con una sola vena; nervación libre, anádroma, generalmente pinnada o sublabelada, sin venillas falsas; soros marginales con involucro 2-valvado, parcialmente inmerso en la lámina

a ligeramente pedunculado, orbiculares a elípticos u obovados; esporangios sobre un receptáculo filiforme a engrosado, cilíndrico a angostamente turbinado (obcónico), rudimentario o corto, hasta algo exerto en la madurez; esporas triletes, tetraédrico-globosas, verdes, perisporio muy delgado y exosporio granular a equinado; n = 11, 13, 18, 21, 22, 28, 36.

5.3 Clave de Subgéneros

1. Frondes enteras, o pinnatífidas con pinnas lobuladas.

Subgén. *Hymenoglossum*

1'. Frondes pinnatífidas, pinnado-pinnatífidas o más divididas.

2

2. Rizomas erectos o decumbentes; frondes aglomeradas en el ápice del rizoma, valvas indusiales reducidas, dejando los esporangios a la vista.

Subgén. *Fuciformia*

2'. Rizomas rastreros o largamente rastreros; con frondes más o menos remotas a lo largo del rizoma, valvas indusiales desarrolladas, cubriendo los esporangios.

3

3. Frondes pilosas, pelos estrellados, a veces hasta simples, sobre los ejes, márgenes, y ocasionalmente sobre la superficie.

Subgén. *Sphaerocionium*

3'. Frondes glabras, glabrescentes o si pilosas con pelos simples o bifurcados, generalmente sobre las nervaduras.

4

4. Receptáculos obovados u orbiculares. Rizomas gruesos (en general > 0,4 mm diám.), glabros o con escasos pelos castaños. Plantas robustas, de gran porte, con láminas engrosadas (varias capas de células).

Subgén. *Globosa*

4'. Receptáculos filiformes, fusiformes o claviformes. Rizomas filiformes (< 0,4 mm diám.) pilosos, pelos castaños a ferrugíneos. Plantas de porte pequeño a mediano, con láminas delgadas (1 capa de células).

5

5. Margen de los segmentos entero, sin pelos sobre las nervaduras y/o márgenes. Indusios con margen entero.

Subgén. *Mecodium*

5'. Margen de los segmentos aserrado, dentado a ciliado, si enteros, entonces con pelos rojizos sobre las nervaduras y/o márgenes. Indusios con margen entero o no.

6. Follaje plano o con el margen recurvado, margen entero o dentado. Pecíolos no alados.

Subgén. *Hymenophyllum*

6'. Follaje levemente ondulado, crespo o plegado, margen eroso, dentado-ciliado a ciliado. Pecíolos con alas onduladas, crespas o plegadas, por lo menos en la planta joven.

Subgén. *Myrmecostylum*

5.4 Subgénero *FUCIFORMIA*

Fuciformia Ebihara & K. Iwats., Blumea 51 (2): 233. 2006.

Basado en *Hymenophyllum* Sm. sect. *Fuciformia* H. Christ, Farnkr. Erde: 20. 1897. nom. nud. Especie tipo: *Hymenophyllum fuciforme* Sw.

Rizomas erectos o decumbentes; frondes aglomeradas en el ápice del rizoma, grueso, densamente cubierto con pelos oscuros. Pecíolos 3-15 cm long. Frondes 3-4-pinnatífidas, ovadas a angostamente ovadas, margen de los segmentos entero. Soros en el extremo de los segmentos, valvas indusiales reducidas, enteras u onduladas, receptáculos inclusos o dejando los esporangios a la vista.

1- *Hymenophyllum fuciforme* Sw., Syn. Fil.: 148. 1806. *Hymenophyllum fucooides* Cav., Descr. Plant.: 275. 1802. nom. illeg., non Swartz 1788. *Leptocionium fuciforme* (Sw.) C. Presl, Abh. Boehm. Ges. Wiss. 5(5): 336. 1848. TIPO: Chile, “Ins. St. Carlos de Chiloé”, *L. Neé s.n.* (holotipo B-W2023, foto SI!). Figura 9.

Hymenophyllum semiteres Colla, Mem. Accad. Torino 39: 32, lám. 61. (1835) 1836. TIPO: Chile, “Ins. Juan Fernández”, 4-1830, *C. Bertero 1543* (holotipo, TO, foto SI!).

Rizomas rastreros, cortos o suberectos, escasamente ramificados, de color castaño oscuro, de 1,5-2,5 mm de diám.; pelos de rizoma castaño oscuros, simples, pluricelulares, de aprox. 2,5-3,5 mm long., cubriendo densamente todo su largo incluso la base de los pecíolos en donde pueden llegar a medir 6 mm; **frondes** aglomeradas, fasciculadas, de 30-60 cm long.; **pecíolos** verde claros a parduscos en su base, de 14-26 cm long., glabros, algo aplanados en sección, con alas a partir de la mitad de su longitud o antes, que se van ensanchando hacia el ápice; **láminas** ovadas u ovado-lanceoladas, 4-pinnatífidas, de 15-30 x 10-12 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** verde claro, glabro, comprimido, alado en toda su longitud, alas de 1-2 mm de ancho, de

margen entero; **pinnas** ovado lanceoladas, 3-pinnatífidas, de 7-9 x 3-4 cm, simétricas; **segmentos** lineares u oblongos, de 1-1,4 mm lat., ápice redondo a subagudo, en ocasiones emarginado, margen entero, con la nervadura llegando hasta el final de este; **soros** distribuidos en toda la lámina, sobre ambos lados de las pinnas, levemente arqueados en la base, ubicados sobre segmentos cortos luego de una división; **indusios** suborbiculares a irregulares, no inmersos en la lámina, abiertos hasta la base de las valvas, ápice redondeado, el margen irregular; **receptáculos** subcilíndricos, algo engrosados en su parte basal o media, exertos a la madurez, rodeados hasta su base por aprox. 20 esporangios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Chile y Argentina. En la Argentina ha sido colectada en los Parques Nacionales Lago Puelo y Los Alerces, y recientemente en Puerto Blest, en el Parque Nacional Nahuel Huapi. En Chile crece desde la provincia de Talca (35° 20' S) hasta Port Otway (53° S), y en las dos islas del archipiélago Juan Fernández (Más a Tierra y Más Afuera), entre 300 y 950 m s.m. (fig. 10). Es una especie poco frecuente, forma colonias muy limitadas por el corto crecimiento de su rizoma, y a la vez muy vistosas por sus frondes grandes dentro del género. Puede ser epipétrico, habitando en grietas o barrancas, mezclado con sustrato, o epífito, en sitios muy húmedos, frecuentemente cerca de la influencia de cascadas, o pequeñas vertientes de agua, mezclado con musgos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, Arroyo del Fuinque, entre Gendarmería y Los Hitos, 360 m, 28-IV-1999, Vidoz 131 (LP). Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 588 m, 30-X-2008, Biganzoli 1840 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, vertiente detrás de la Estación Biológica, 24-II-2011, Larsen 185 (SI). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández, Más a Tierra, 20-XII-1965, Meyer 9608 (LP); Más Afuera, Quebrada Larga, por el final NE de Isla, 910 m, 2001, Stuessy 9445 (CONC); Juan Fernández, V-1830, Bertero 1541 (K000589689!). Región del Biobío, Arauco, Laraquete, 15-XII-1963, Ricardi 757 (LIL). Región de Los Lagos, Chiloé, Piruquina, 13-IX-1931, Junge 28 (SI). Llanquihue, Peulla, pasando la cascada velo de la novia, 255 m, 22-II-2012, Larsen 251 (SI); Peulla, 20-III-1959, de la Sota 2157 (BAB; LIL). Región de Los Ríos, Valdivia, Corral, Quebrada de la Aguada, 60 m, 15-XII-1931, Gunckel 2876 (LIL); Barra del Río Bueno, 10-X-1935, Hollermayer 1044 (LIL). Región de Aisén, Aisén, Puerto Chacabuco, Parque Aiken Sur, sendero del salto, 28-XI-2009, Biganzoli 2243 (SI).

OBSERVACIONES

Especie muy vistosa y sobresaliente por su gran tamaño, sus frondes color verde oscuro y su follaje plano de margen entero. Dentro del área es similar a *H. caudiculatum* (subgén.

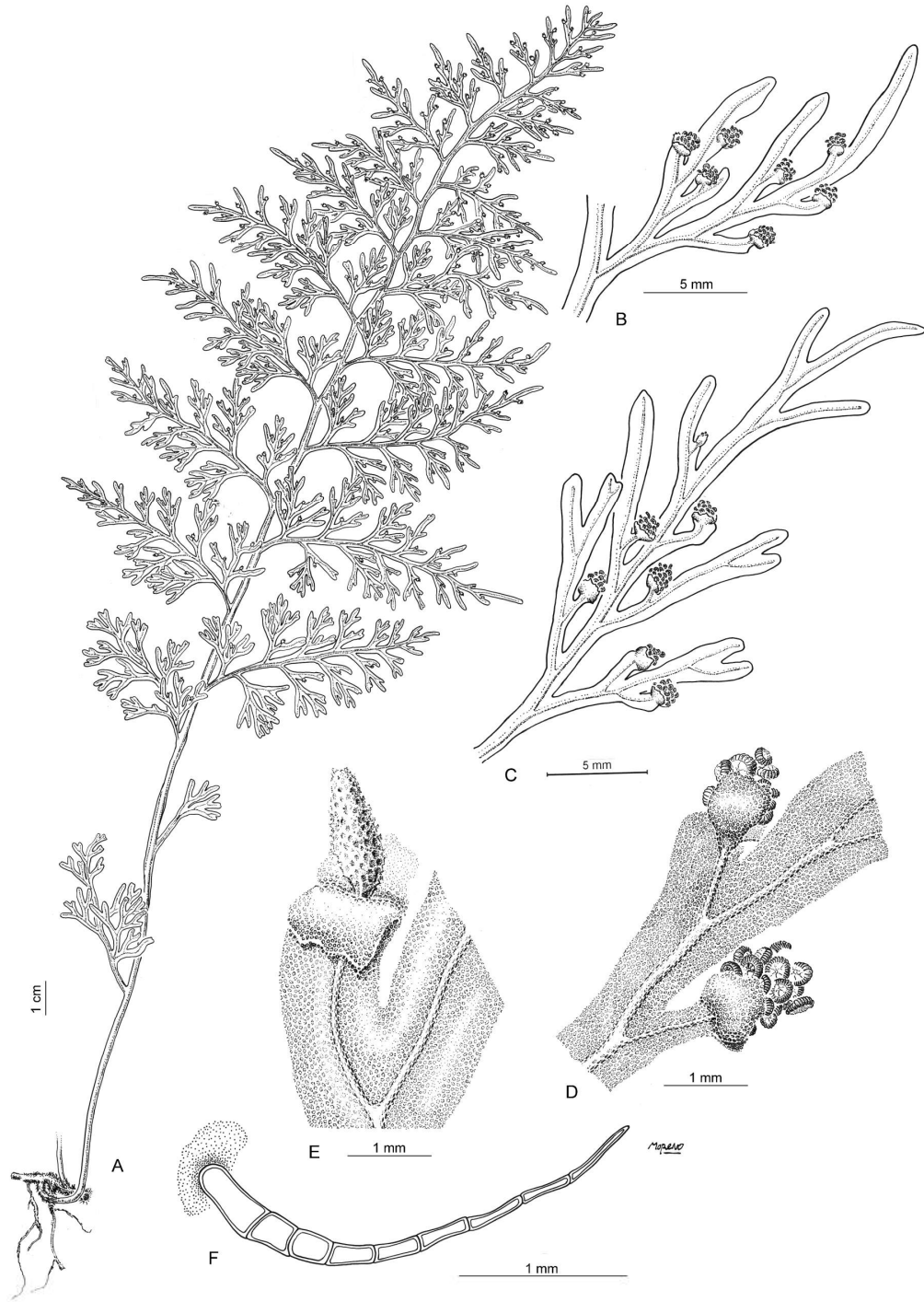


Figura 9. *Hymenophyllum fuciforme*. A, aspecto general. B, C, detalle de pinnas fértiles. D, detalle de indusios con esporangios. E, detalle de un receptáculo. F, detalle de un pelo del rizoma.

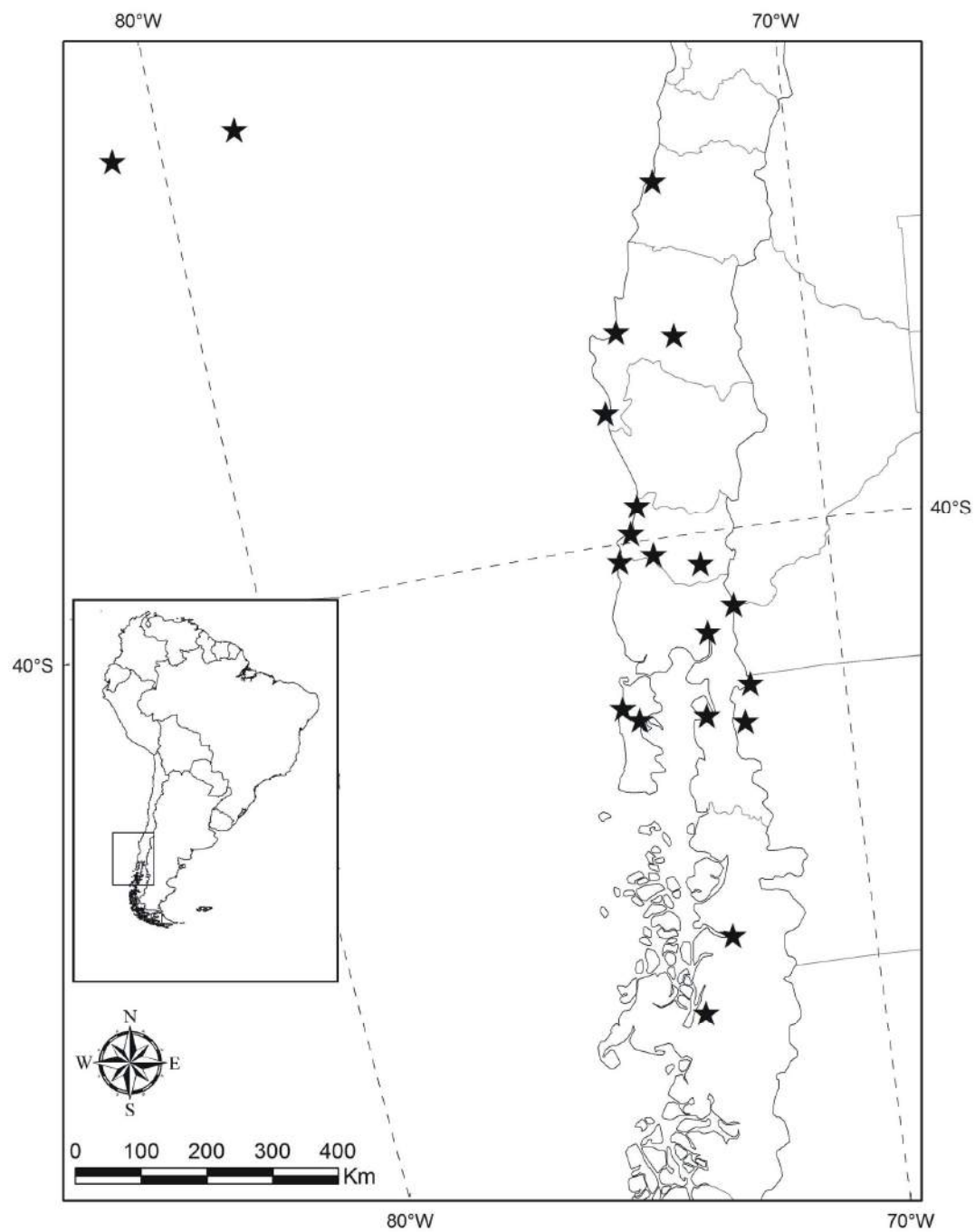


Figura 10. *Hymenophyllum fuciforme*. Área de distribución de la especie.

Globosa), que se diferencia por poseer indusios de gran tamaño, orbiculares, con receptáculo incluso, y frondes distanciadas entre si sobre rizomas más delgados.

Copeland (1938) menciona en la lista de especies al final de su trabajo, que esta especie podría incluirse en el género *Mecodium*, aunque con dudas debido a su receptáculo alargado. Esto es mencionado en la sinonimia de la especie por Diem & Lichtenstein (1959), y aquí se lo excluye definitivamente. Actualmente se ubica dentro del subgén. *Fuciformia* (Ebihara et al. 2006), que comprende dos especies: una de Sudamérica austral, *H. fuciforme*, e *H. pulcherrimum* Colenso, de Nueva Zelanda. Este subgénero presenta hojas aglomeradas en rizomas gruesos, rastreros a suberectos, característica única en el género.

5.5 Subgénero *GLOBOSA*

Globosa (Prantl) Ebihara & K. Iwats., Blumea 51 (2): 231. 2006.

Hymenophyllum Sm. sect. *Globosa* Prantl, Unters. Morph. Gefässkrypt. 1: 55. 1875. Especie lectotipo: *Hymenophyllum junghuhnii* Bosch [designado por Morton, 1968].

Sphaerocionium C. Presl sect. *Glabra* C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1843, non Prantl, 1875. Especie lectotipo: *Hymenophyllum caudiculatum* Mart. [designado por Morton, 1968].

Rizomas rastreros filiformes, glabros o con escasos pelos castaños. Frondes 3-4-pinnatífidas, elípticas a subdeltadas, margen de los segmentos usualmente enteros, apenas aserrados en algunas especies. Valvas enteras, receptáculos inclusos, usualmente capitados.

2- *Hymenophyllum caudiculatum* Mart., Icon. Pl. Crypt. 102 t. 67. 1834. *Sphaerocionium caudiculatum* (Mart.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 35. 1843. *Mecodium caudiculatum* (Mart.) Copeland, en Philipp. J. Sci. 67 (1): 27. 1938. TIPO: Brasil, “Crescit super arbores semiputridas prope Uarivaú et Manacurú pagos Indorum e tribu Jurí secundum fluvium Jarupá sitos”, *C. F. P. von Martius s.n.* (holotipo BR0000006966133!; isotipo P00622048!). Figura 11.

Hymenophyllum martii Sturm, en Martius, Fl. Bras. 1(2): 287. 1859. TIPO: Brasil, “Habitat in arboribus prope Rio de Janeiro”, *C. F. P. von Martius s.n.* (holotipo M-0186873, foto SI!).

Sphaerocionium productum C. Presl, Hymenophyllaceae: 35, 61. 1843. *Hymenophyllum productum* (C. Presl) J. W. Sturm, Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg 2: 193. 1858, nom. illeg. non Kunze 1848. *Hymenophyllum caudatum* Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 4 (4): 394.

1859. nom. nov. para *H. productum* (C. Presl) J. W. Sturm. *Hymenophyllum caudiculatum* Mart. var. *caudatum* (Bosch) Hook. & Bak., Syn. Fil.: 61. 1874. *Hymenophyllum caudiculatum* Mart. var. *productum* (C. Presl) C. Chr., Ind. Fil.: 366. 1906. *Mecodium caudiculatum* (Mart.) Copel. f. *productum* (C. Presl) G. Kunkel, Nova Hedwigia 13: 324. 1967. TIPO: Chile, “Habitat in Chile”, *H. Cuming s.n.* (lectotipo, aquí designado, W1889-0201809!; isoelectotipo OXF00003833!).

Hymenophyllum patagonicum Gand., Bull. Soc. Bot. France 60: 28. 1913. TIPO: Chile, “Chile: Patagonia occid., ad Puerto Chacabuco”, *C. J. F. Skottsberg 376* (holotipo S, foto SI!; isotipo UPS, foto SI!).

Mecodium caudiculatum (Mart.) Copel. f. *nanum* G. Kunkel, Nova Hedwigia 13: 324. 1967. TIPO: Chile, “Isla Mocha, Cerro Pastene, 250 m”, X-1958, *G. Kunkel 6405* (no localizado).

Rizomas filiformes, ramificados, de color pardo claro hasta gris oscuro, de (0,2)0,4-0,8 mm de diám.; pelos del rizoma castaños, simples, pluricelulares, de (0,2)0,8-1,1(2,2) mm long., adpresos, escasos, caedizos a la madurez; **frondes** remotas, de (14)19-31 cm long.; **pecíolos** castaños, teretes, de 0,2-0,9 mm de diám., de (5)7,2-12 cm long., con alas desde la base o desde la parte media, delgadas, que se ensanchan hacia el ápice, de margen entero, en frondes jóvenes con escasos pelos en la base; **láminas** lanceoladas u ovado-lanceoladas a subtriangulares, 3-4-pinnatífidas, de (7)10-21 x 3-10 cm, de textura membranácea, glabras; **raquis** castaño oscuro a negro, verde en vivo, glabros o raramente con escasos pelos multicelulares, terete, con alas de 0,7-1,1 mm de ancho, de margen entero, plano o algo ondulado; **pinnas** ovado-lanceoladas a subtriangular-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, de 1-7 x 0,6-3 cm, simétricas, alternas, nervaduras pardo claras hasta amarillo verdosas, en general con la primer pinnula acroscópica flabelada, o más dividida, que generan 2 o 3 segmentos fértiles, costas notablemente más angostas que el raquis, con el extremo apical más desarrollado en forma de caudícula de hasta 3 cm; **segmentos** lineales u oblongos, de (0,8)1,2-2,3 mm lat., ápice redondo o emarginado, margen entero, en ocasiones algo ondulado; **soros** generalmente en todas las pinnas, en ambos lados, más densos adaxialmente, más frecuentes sobre las pinnas medias y apicales, sobre segmentos cortos, más angostos que el indusio en ocasiones algo estrangulados en la base del indusio, a menudo subaxilares luego de una división de la costa; **indusios** orbiculares a reniformes, no inmersos en la lámina, base plana, ápice redondo, entero o algo irregular, en ocasiones emarginado, valvas abiertas hasta la base; **receptáculo** anchamente obovado a subflabelado u orbicular, aplanado, inserto, con 30-60 esporangios cubriendo toda su superficie.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. En Brasil se halla en Santa Catarina, Rio Grande do Sul y Paraná; también en Amazonas, Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro y São Paulo. En Argentina fue hallada recientemente en la provincia de Chubut, en el Parque Nacional Lago Puelo (Vidoz et al., 1999) y en el Parque Nacional Los Alerces. En Chile se la ha hallado en las islas Juan Fernández y Mocha, y en el continente desde Temuco, en la Región de la Araucanía, hasta la Laguna San Rafael, en la Región de Aisén (fig. 12). Habita en bosques maduros muy húmedos y sombríos. En general epífita sobre troncos, más raro terrestres o epipétricos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, Arroyo Melo, 450 m, 7-VIII-1999, Vidoz 148 (LP). Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 576 m, 30-X-2008, Biganzoli 1853 (SI). BRASIL, Paraná, Piraquara, Mananciais da Serra, 07-II-1968, Dombrowski 2859 (CTES). Rio de Janeiro, Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha Rui Braga, 1600 m, 26-XI-2009, Damasceno 412 (RB); Itatiaia, 17/07/1937, Castellanos s.n. (BA 20549); Itatiaia, 17-VII-1937, Castellanos s.n. (BA 20633). Rio Grande do Sul, São Francisco de Paula, Serra do Faxinal, 1000 m, 19-XII-1950, Sehnem 5092 (BA). Santa Catarina, Bom Retiro, Agua Boa, Riozinho, 24-XI-1956, Smith, L. B. 7899 (HBR). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández, 00-X-1872, R. A. Philippi s.n. (SI 16082) (SI); Juan Fernández, Más Afuera, 03-XII-1965, Meyer 9439 (LP). Región del Biobío, Arauco, Isla Mocha, camino entre el Faro Oeste y La Hacienda, Cordón Central, 14-III-1971, Weldt y Rodríguez R. 1075/370 (LP). Región de la Araucanía, Cautín, Temuco, 23-I-1937, Barros 272 (SI). Región de Los Ríos, Valdivia, Salto de Pilmaiquén, 19-II-1942, Kausel s.n. (Diem 627) (SI); Volcán Calbuco, 08-II-1937, Barros 271 (SI); Valdivia, Cordillera Pelada, vertiente W, 30-III-1963, de la Sota 2769 (LP); Prope Corral in prov. Valdivia, Lechler 502 (P00622049); Corral, 00-I-1911, Hauman 6 (LIL 40845) (LIL). Ranco, Fundo Carrán, cerca del lago Maihue, 414 m, 20-II-2012, Larsen 234 (SI). Región de Los Lagos, Chiloé, Buaúm, 30-I-1937, Barros 270 (SI); Isla de Chiloé, Queilén, 10-VII-1942, Cárdenas s.n. (Diem 635) (SI); PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 287 (SI). Llanquihue, Peulla, cascada de los helechos, 250 m, 28-X-1947, Diem 1085 (SI); Casa Pangue, camino al Paso Pérez Rosales, 600 m, 21-X-1947, Diem 1047 (SI); Curso inferior del Río Puelo, sin colector s.n. (SI 16086); Boca Río Puelo, 00-I-1916, Espinosa 9 (SI 17448); Maullín, Las Chilcas, 29-I-1952, Klenner s.n. (LIL 391355); Río Tepu, slopes of Volcán Calbuco, ca. 2 km from Lago Llanquihue, ca. 6 km from Hotel Ensenada, 23-III-1939, Morrison 17608 (SI; LIL); Valle Cayutué (Lago Esmeralda), 01-I-1912, Wolffhügel 22 (SI 19949); Ensenada, Lago Llanquihue, 13-I-1951, Pfister 1122 (10364); Casa Pangue, camino al Paso Perez Rosales 400-500 m, 21-X-1947, Diem 1046 (SI); Pto. Varas, 26-I-1909, Hicken 24 (SI 16567); Puerto Montt, 03-I-1951, Pfister 1104 (LIL 10252). Osorno, Termas de Puyehue, 27-I-1969, S. M. Cabrera s.n. (LP); Puyehue, in the moss on the

trunks in the shady rainforest round Río Chanleufu, W the hotel, 350 m, 14-I-1947, Sparre 2101 (LIL). Región de Aisén, Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2205 (SI). Aisén, Ins. Magdalena, Calqueman, ca. 20 m, 13-X-1923, Werdermann 67 (SI; LIL); Istmo de Ofqui, San Rafael, cascada, 26-I-1921, Hicken 80 (SI 16570).

OBSERVACIONES

Hymenophyllum caudiculatum es una especie muy vistosa, de gran tamaño. Es el representante con frondes de mayor tamaño en el área de estudio, junto con *H. fuciforme*, de aspecto similar, que se diferencia por poseer las frondes cercanas entre sí, sobre un rizoma notablemente grueso y cubierto de pelos, y los esporangios visibles en el receptáculo exerto, apenas cubierto por las pequeñas valvas de borde irregular.

Esta especie fue considerada dentro del género *Mecodium* (Copeland 1938), por presentar el margen de los segmentos entero y frondes generalmente glabras. Recientemente, Hennequin et al. (2006b) plantearon la polifilia del grupo “*Mecodium*” basándose en genes del cloroplasto, separando el subgénero *Globosa*, que se caracteriza además, por el número cromosómico $n=36$, la estela reducida o dorsiventral, y una lámina con varias capas de células. Dentro de este grupo se encuentra *H. caudiculatum*, junto con otras especies de regiones tropicales y templadas de Asia e islas del Pacífico. El subgénero *Globosa* cuenta con un total de 25 especies (Ebihara et al. 2006).

Algunos autores, como Sturm (1858), consideraron que el verdadero *H. caudiculatum* no se encuentra en Chile, sin justificarlo. Christensen (1910) aceptó dos formas de *H. caudiculatum* para el sur de Chile: la variedad *caudiculatum*, que habita también en Brasil, y la variedad *productum*, la que diferenció por los pecíolos no alados hasta la base, alas del pecíolo y raquis crispadas, y segmentos fértiles muy contraídos. En la actual revisión se han observado especímenes provenientes de Brasil más robustos, como mencionaron Hooker (1844) y Diem & Lichtenstein (1959), aquí también se han notado mayor número de indusios, y pinnas más cercanas y divididas. Se observó además una tendencia a presentar mayor diámetro en el rizoma (0,5-0,8 mm), con pelos en general más largos (1-2,2 mm), aunque similares. Sin embargo estas diferencias cuantitativas no permiten una diferenciación clara ya que los rangos de medidas se solapan, y por lo tanto en el presente trabajo no se encontraron evidencias que demuestren que las entidades de ambos países son taxones distintos.

Los caracteres tenidos en cuenta para sinonimizar las variedades fueron, el diámetro y color del rizoma, la densidad, tipo, longitud, número de células y color de los pelos del rizoma, largo de la fronde y del pecíolo, características del ala del pecíolo, margen del raquis y segmentos, ancho del segmento que porta el indusio, forma y ancho del extremo de los

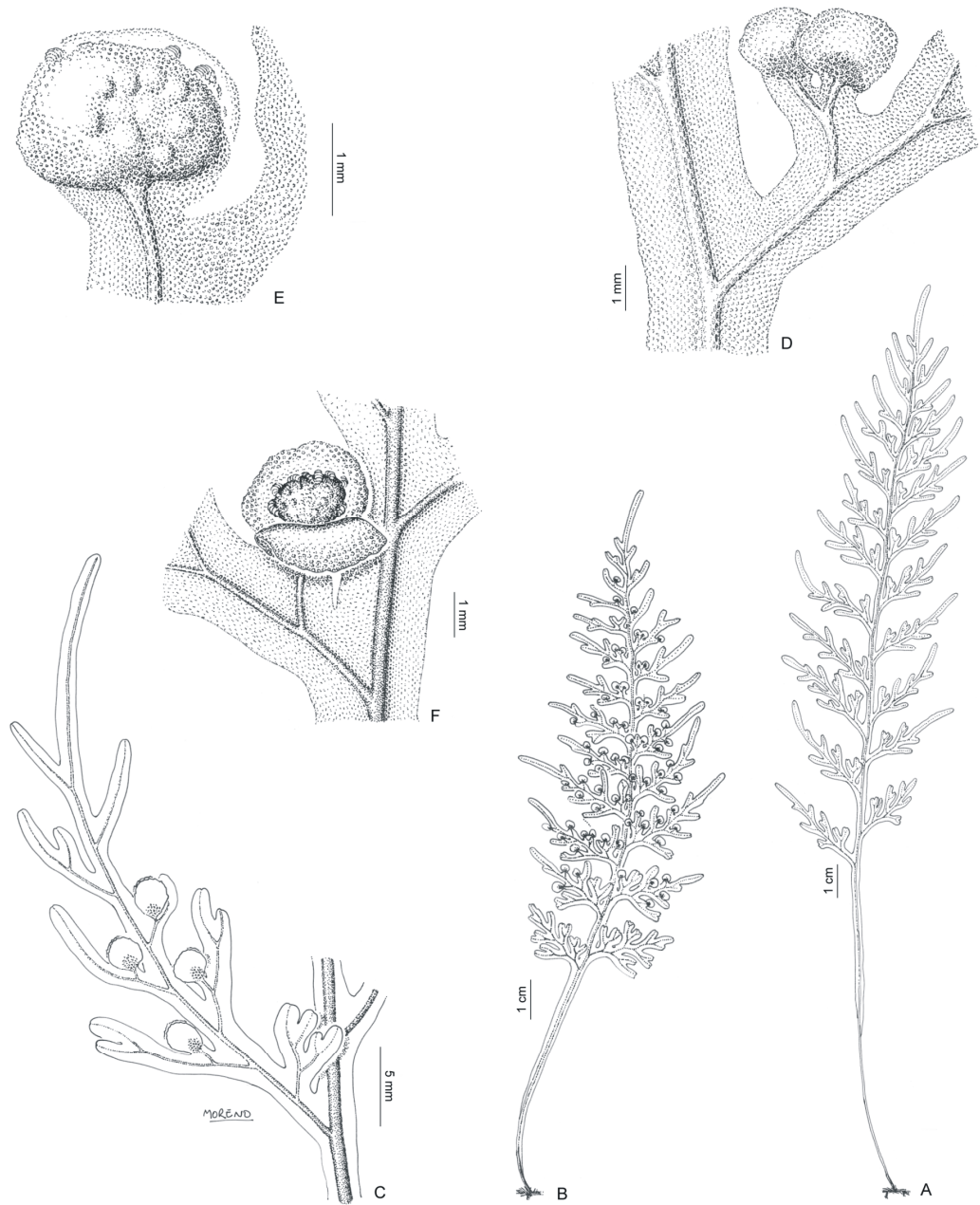


Figura 11. *Hymenophyllum caudiculatum*. A-B, aspecto general. C, detalle de una pinna. D-E, detalle de indusios. F, detalle de receptáculo.

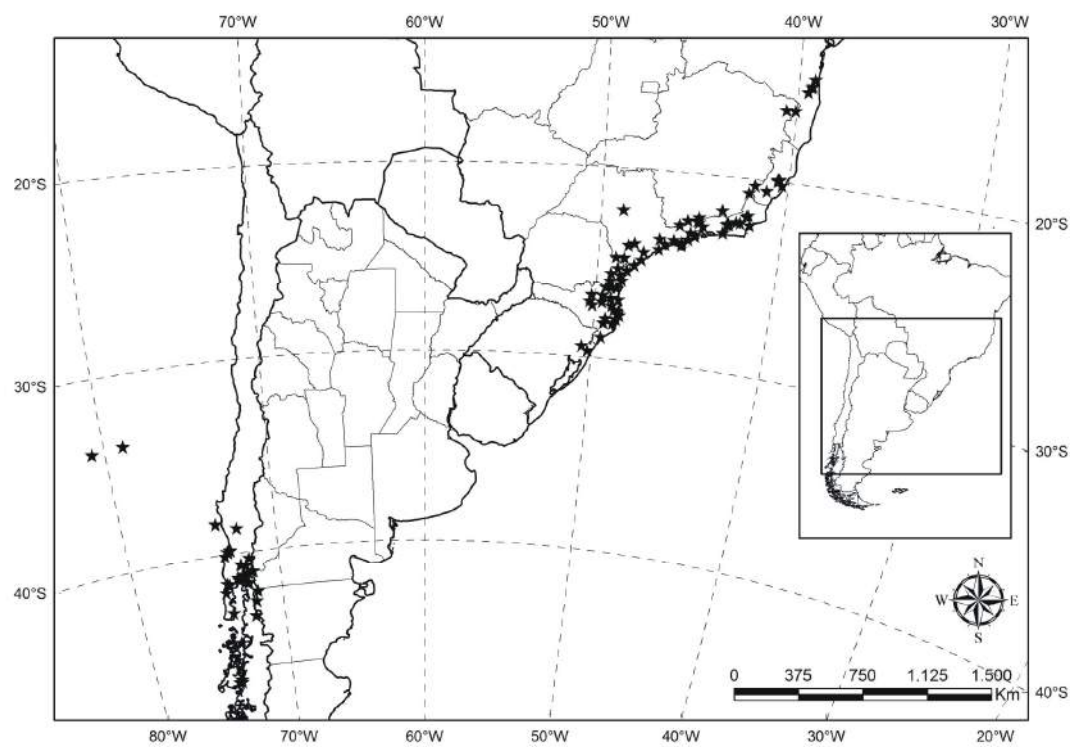


Figura 12. *Hymenophyllum caudiculatum*. Área de distribución de la especie.

segmentos estériles, la longitud del ápice de la fronde y pinnas, forma del receptáculo y número de esporangios por indusio.

Se eligió como lectotipo para *Sphaerocionium productum* el material depositado en Viena (W), debido a que no se hallaron ejemplares en los lugares donde trabajó Carl Presl (P, PCR), y porque coincide con el protólogo. Por otro lado el ejemplar tipo de *H. martii* es una muestra de planta joven que presenta las características que definen a *H. caudiculatum*.

Se excluye de la sinonimia el nombre *H. dilatatum* (G.Forst.) Sw., citado en Sturm (1859) y en Diem & Lichtenstein (1959) como sinónimo de *H. caudiculatum*. Esta especie pertenece al subgénero monotípico *Diploöphyllum*, endémico de Nueva Zelanda, se caracteriza por poseer una lámina con varias capas de células, y se diferencia de *H. caudiculatum* porque posee mayor tamaño de fronde (40 cm long.), de un color verde mas oscuro, e indusios ovados, levemente inmersos en la lámina y de base aguda.

5.6 Subgénero *HYMENOGLOSSUM*

Hymenophyllum Sm. subgén. *Hymenoglossum* (C. Presl) R.M. Tryon & A.F. Tryon, Rhodora:

134. 1981. *Hymenoglossum* C. Presl, Hymenophyllaceae: 35. 1843. Especie tipo: *Hymenophyllum cruentum* Cav.

Hymenophyllum Sm. sect. *Integra* C. Presl, Hymenophyllaceae: 32. 1843. Especie lectotipo:

Hymenophyllum asplenoides Sw. [designado por Morton, 1968].

Rizomas rastreros, filiformes, casi glabros. Hojas simples a pinnatífidas, ovadas a angostamente ovadas, margen de los segmentos enteros. Soros en el margen de la fronde, levemente inmersos en la lámina, valvas enteras, receptáculos inclusos.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES

1. Láminas pinnatífidas. Plantas de zonas tropicales y subtropicales.

3- *H. asplenoides*

1'. Láminas enteras. Plantas de zonas templadas.

4- *H. cruentum*

3- *Hymenophyllum asplenoides* (Sw.) Sw., Schrad. Journ. (2): 98. 1800. *Trichomanes asplenoides* Sw., Prodr.: 136. 1788. *Mecodium asplenoides* (Sw.) Copel., Philipp. J. Sci.

67(1): 26. 1938. TIPO: Jamaica, *O. P. Swartz s.n.* (lectotipo, aquí designado S2953!; isoelectotipos S6187!, SBT10579!, B -W 20217!). Figura 13.

Hymenophyllum asplenoides var. *palmatum* Klotzsch ex Fée, Cr. Vasc. Bres.: 192, t. 70, fig. 2. 1869. TIPO: Brasil, Rio de Janeiro, *A. F. M. Glaziou* 2258 (no visto).

Rizomas filiformes, ramificados, marron claros, de 0,2-0,3 mm diám., con pelos dispersos, traslúcidos, paucicelulares, adpresos, mas densos cerca de raíces y pecíolos, de 0,7-1 mm long; **frondes** distantes, de 5-15 cm long.; **pecíolos** castaño grisáceos, de 3-6 cm long., no alados, con escasos pelos que se continúan desde el rizoma en su porción basal; **láminas** ovadas, ovado-lanceoladas, oblongas o lineares, pinnatífidas, de 5-9 x 2-3,5 cm. glabras; **raquis** castaño, alado, ondulado, glabro; **pinnas** ovado-lanceoladas, lobuladas hasta pinnatífidas, de 1,5-2 x 1-1,6 cm, simétricas; **segmentos** oblongos, en general pinnatífidos, de 0,9-1,7 mm lat., ápice redondo, margen entero, con la nervadura terminando a aprox. 1 mm del margen; **soros** distribuídos en toda la fronde o en las pinnas superiores, en ambos lados de las pinnas o sobre el margen en frondes pinnatífidas, epitácticos, sésiles; **indusios** globosos, orbiculares, inmersos la mitad en la lámina, base cuneada a obtusa, ápice redondo a obtuso, margen entero, glabro, valvas abiertas hasta la mitad; **receptáculo** cilíndrico, delgado, portando 6 o 7 esporangios, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie distribuída en los estados de Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (fig. 14). También se encuentra en Guayana, Venezuela y las Antillas, llegando hasta México (Sehnem, 1971). Epífita o epipétrica, habita entre los 250 y los 1600 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Paraná, Guaraqueçaba, Tagaçaba, Reserva Natural Itaquí, 25-I-2003, Borgo 2182 (MBM). Guaratuba, Alto da Serra, Rio Itararé, 10-III-1996, Ribas 1364 (MBM). Morretes, Estrada da Graciosa, Serra do Mar, 14-XI-1980, Dombrowski 12138 (MBM). Quatro Barras, Morro Mãe Catira, 17-VIII-1989, Kummrow 3178 (MBM). Rio Grande do Sul, São Francisco de Paula, Serra do Faxinal, 19-XII-1950, Sehnem 5094 (PACA). Cambará do Sul, Fortaleza, 09-IV-1982, Bueno s.n. (ICN 85311). Rio de Janeiro, Itatiaia, Picada Tres Picos, 02-IX-1965, Andrade 523 (RB 455643). Santa Catarina, Itapoá, 21-III-1995, Labiak 255 (MBM; UPCB). Garuva, Estrada Bonita, Rio Bonito, 25-VI-2010, Vieira 2263 (FURB). São Paulo, Alto da Serra, 00-00-1916, Rosenstock 350 (SI); Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27-VIII-1946, Burkart 17451 (SI).

OBSERVACIONES

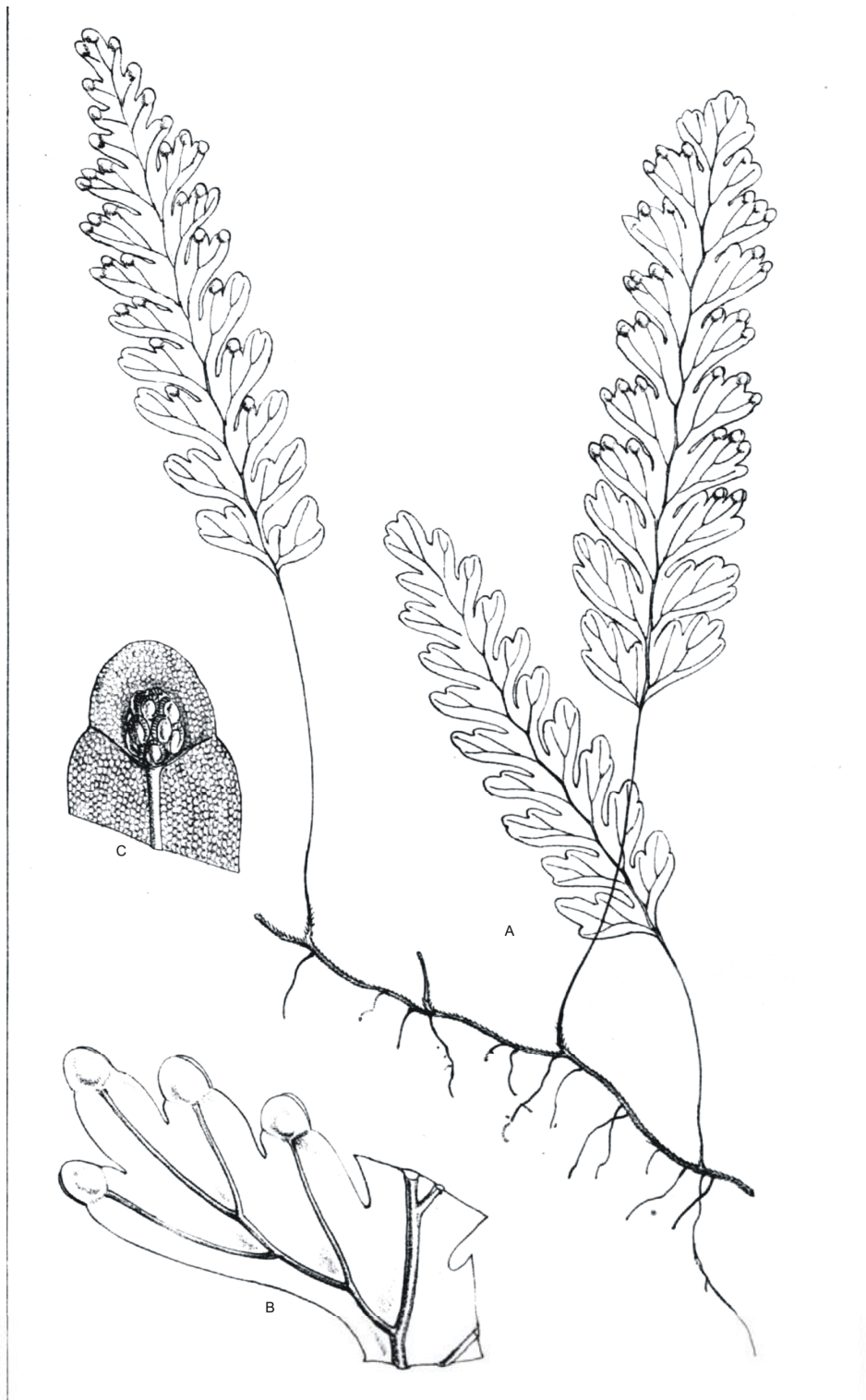


Figura 13. *Hymenophyllum asplenoides*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de un indusio y receptáculo con esporangios (tomado de Hooker, Ic. Pl. v.10, Pl. 956. 1854).

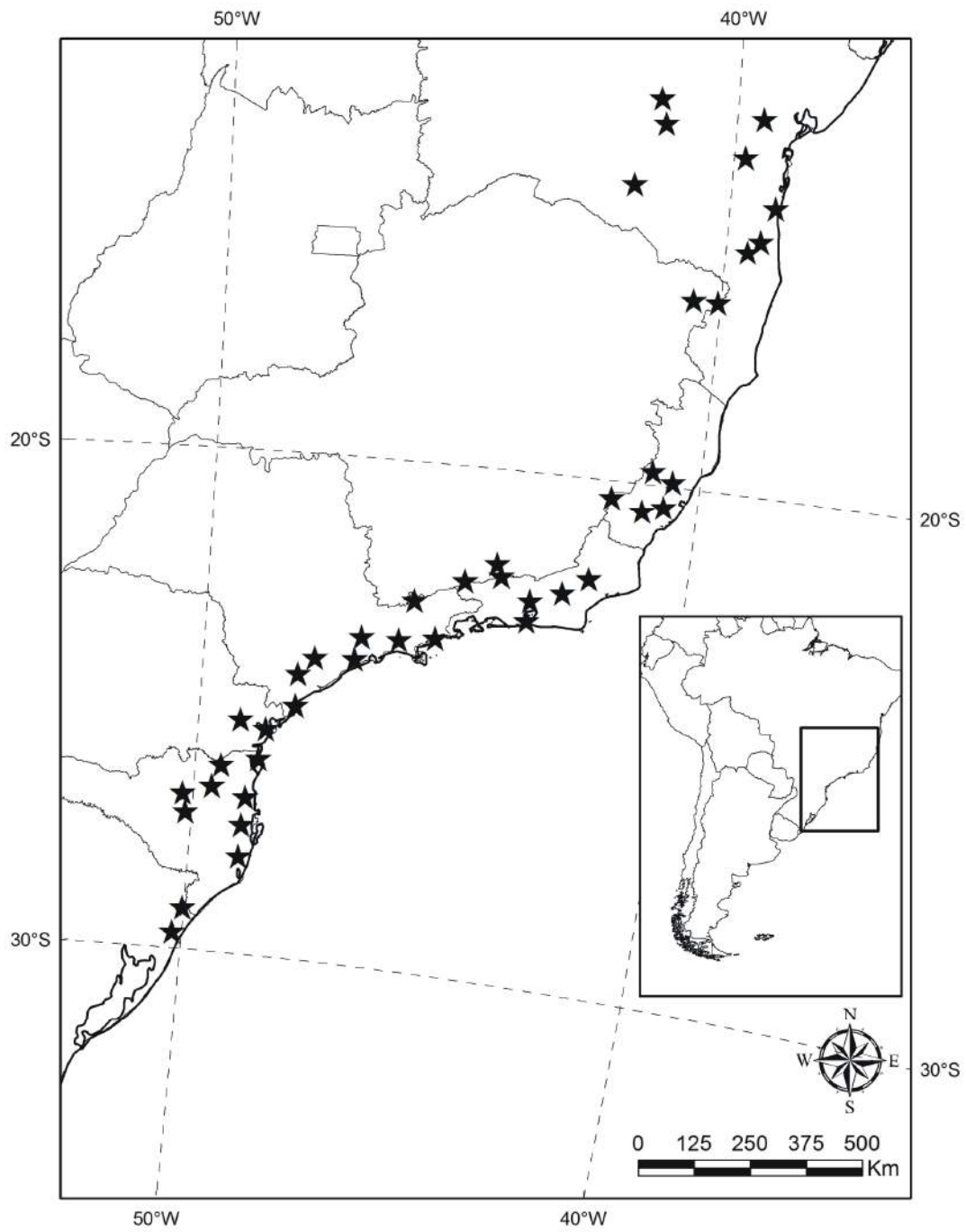


Figura 14. *Hymenophyllum asplenioides*. Área de distribución de la especie.

Se caracteriza por el contorno de su fronde, frecuentemente oblongo, con el margen entero y con indusios orbiculares grandes. También se caracteriza por la división de su lámina lobulada a pinnatífida, y los segmentos anchos.

Esta especie fue incluida dentro del subgénero *Hymenoglossum* por Ebihara et al. (2006), basándose en las similitudes morfológicas con el clado “*H. cruentum*” (*sensu* Hennequin et al., 2006b). Este clado está compuesto por *Hymenophyllum cruentum* Cav., especie endémica de los bosques subantárticos, y por *H. heimii* Tardieu, endémica de Madagascar, ambas especies comparten con *H. asplenioides* el mismo tipo de pelos del rizoma y la forma entera de la fronde, caracteres mencionados como homologías.

Hymenophyllum alterum Schott in Herb. Mus. Pal. Vindob., nom. nud., citado en la sinonimia de esta especie por Sturm (1859).

Se escogió como lectotipo el ejemplar S2953, debido a que está depositado en el lugar de trabajo del autor de la especie, y a que es abundante y se encuentra en estado fértil. Para la variedad *palmatum*, a pesar de no haber visto el ejemplar A. F. M. Glaziou 2258, se pudo observar la figura en la publicación original.

4- *Hymenophyllum cruentum* Cav., Descr. Plant.: 275. 1802. *Hymenoglossum cruentum* (Cav.)

C. Presl, *Hymenophyllaceae*: 35. 1843. TIPO: Chile, “Don Luis Née encontró esta especie sobre los troncos de los árboles en San Carlos de Chiloé”, L. Née s.n. (holotipo, MA475841!; isotipo MPU018000!). Figura 15.

Rizomas filiformes, ramificados, castaño claros, de 0,3-0,6 mm de diám.; pelos del rizoma traslúcidos, caedizos, uniseriados, de 0,5-1 mm long., adpresos o patentes, densos en las partes jóvenes del rizoma, glabrescentes en rizomas maduros; **frondes** distantes de 18-25 cm long.; **pecíolos** pardo claros a oscuros, hasta grisáceos, de 2 a 15 cm long., glabros o en ocasiones con escasos pelos blanquecinos en la base o muy dispersos en la parte media, teretes, de 0,2-0,5 mm lat., no alados; **láminas** simples o en ocasiones lobuladas, ovado-lanceoladas, oblongo-lanceoladas, a lanceoladas, de 6-11 x 2-3 cm, de textura cartácea, glabras, con 10-25 pares de nervaduras, que terminan en indusios en frondes fértiles, o que llegan al margen en frondes estériles; las de la base en general opuestas volviéndose alternas hacia el ápice; **raquis** pardo oscuro, recto o en zig-zag; **soros** en los márgenes, sobre los extremos de las nervaduras, inmersos en la lámina, con su base ensanchada y venillas que rodean la base; **indusios** orbiculares a subovados, inmersos menos de la mitad en la lámina, base redonda a obtusa, ápice redondo, raramente agudo, margen entero, abiertos hasta la mitad; **receptáculo** obovado u oblongo, globoso, totalmente cubierto por esporangios, algo exerto a la madurez.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de los bosques australes de Sudamérica. En la Argentina sólo ha sido coleccionada en el Parque Nacional Lago Puelo (Vidoz et al., 1999). En Chile habita en Juan Fernández, y en el continente se halla desde la región del Maule, hasta la provincia de Magallanes, en la región homónima (fig. 16). En general son epífitos, en sitios muy húmedos y en bosques muy maduros, pudiendo cubrir ampliamente los troncos de los árboles, raras veces se encuentran como terrestres o epipétricos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, Arroyo del Fuinque, 320 m, 02-VII-1999, Vidoz 136 (LP). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández, 00-X-1872, Philippi 577 (SI 16179); Juan Fernández, Más a Tierra, 25-XII-1965, Meyer 9674 (LP). Región de la Araucanía, Temuco, Cautín, 23-I-1937, Barros 268 (SI). Región de los Ríos, Valdivia, Valdivia, 00-VII-1902, Buchtien s.n. (SI 16508); Quitaluto, 23-III-1930, Gunckel 1796 (SI); Corral, 00-II-1910, Hauman 3 (LIL 40844). Región de Los Lagos, Chiloé, PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 285 (SI); Ancud, El Carmelo, 27-I-1937, Barros 274 (SI); Piruquina, 31-VIII-1931, Junge 11 (SI). Llanquihue, Peulla, pasando la cascada Velo de la Novia, 22-II-2012, Larsen 250 (SI); Puerto Varas, Hicken 20 (SI 16572); River Tepu, slopes of Volcan Calbuco, ca. 2 km from Lago Llanquihue, 23-III-1939, Morrison 17595 (SI); Valle Cayutué, 01-I-1912, Wolffhügel 21 (SI 19956); Peulla, cascada de los helechos, 250 m, 28-X-1947, Diem 1084 (SI); Peulla, 200 m, 27-X-1947, Diem 1073 (SI); Quillagua, Maullín, 00-VII-1947, Hernández s.n. (BAB); Maullín, Las Chilcas, 29-I-1952, Klenner s.n. (LIL 391354); Cayutué, faldas del "Cerro Derrumbe", 08-II-1931, Rentzell 26 (SI). Osorno, Puyehue, in the moss on the trunks in the shady rainforest round Río Chanleufu, W the hotel, 350 m, 14-I-1947, Sparre 2106 (LIL 245633). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, San Rafael, 01-II-1921, Hicken s.n. (SI 16181); Islas Guaytecas, Melinka, 00-II-1957, Ricardi 4116 (CONC); Istmo de Ofqui, Punta Leopardo, 13-I-1921, Hicken 76 (SI 16573); Ruta 7 saliendo de Puyuhuapi hacia Puerto Aisén, 10 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2225 (SI); Puerto Chacabuco, Parque Aiken Sur, sendero del salto, 45 m, 28-XI-2009, Biganzoli 2242 (SI). Región de Magallanes, Magallanes, Caleta de las Ballenas, sur Isla Carlos III, 00-V-1973, Goodall s.n. (BA).

OBSERVACIONES

Es la única especie del género con fronde entera en el área de estudio. Esta especie pertenece al subgénero *Hymenoglossum*, el que también comprende a *H. asplenioides* (Sw.) Sw. de Centro y Sudamérica, e *H. heimii* Tardieu de Madagascar (Ebihara et al., 2006). Las tres especies presentan la hoja entera a pinnatífida, lo que se considera como un carácter homólogo (Hennequin et al., 2006b).

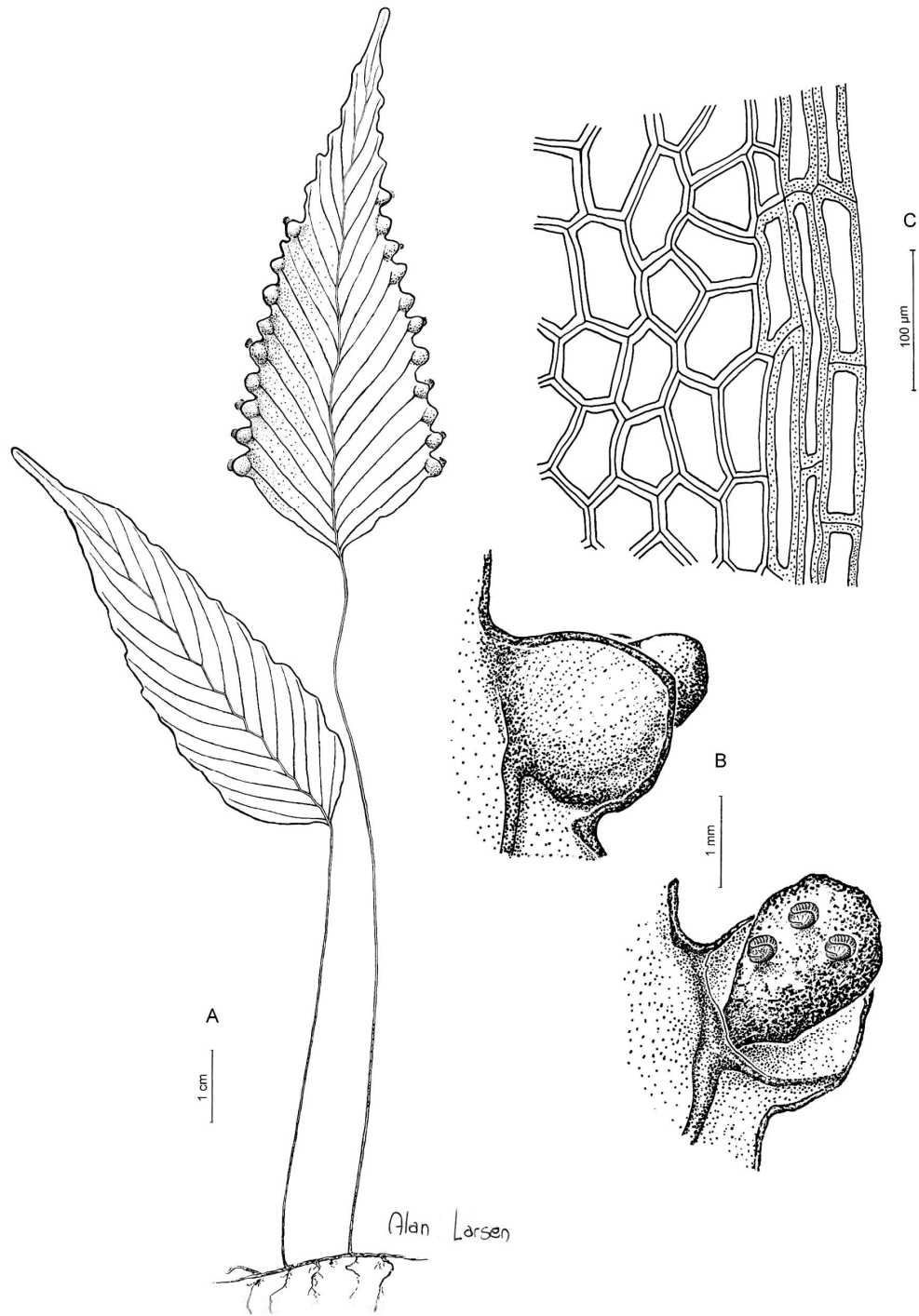


Figura 15. *Hymenophyllum cruentum*. A, aspecto general. B, detalles de un indusio.y de un receptáculo. C, detalle al microscopio del margen de la fronde.

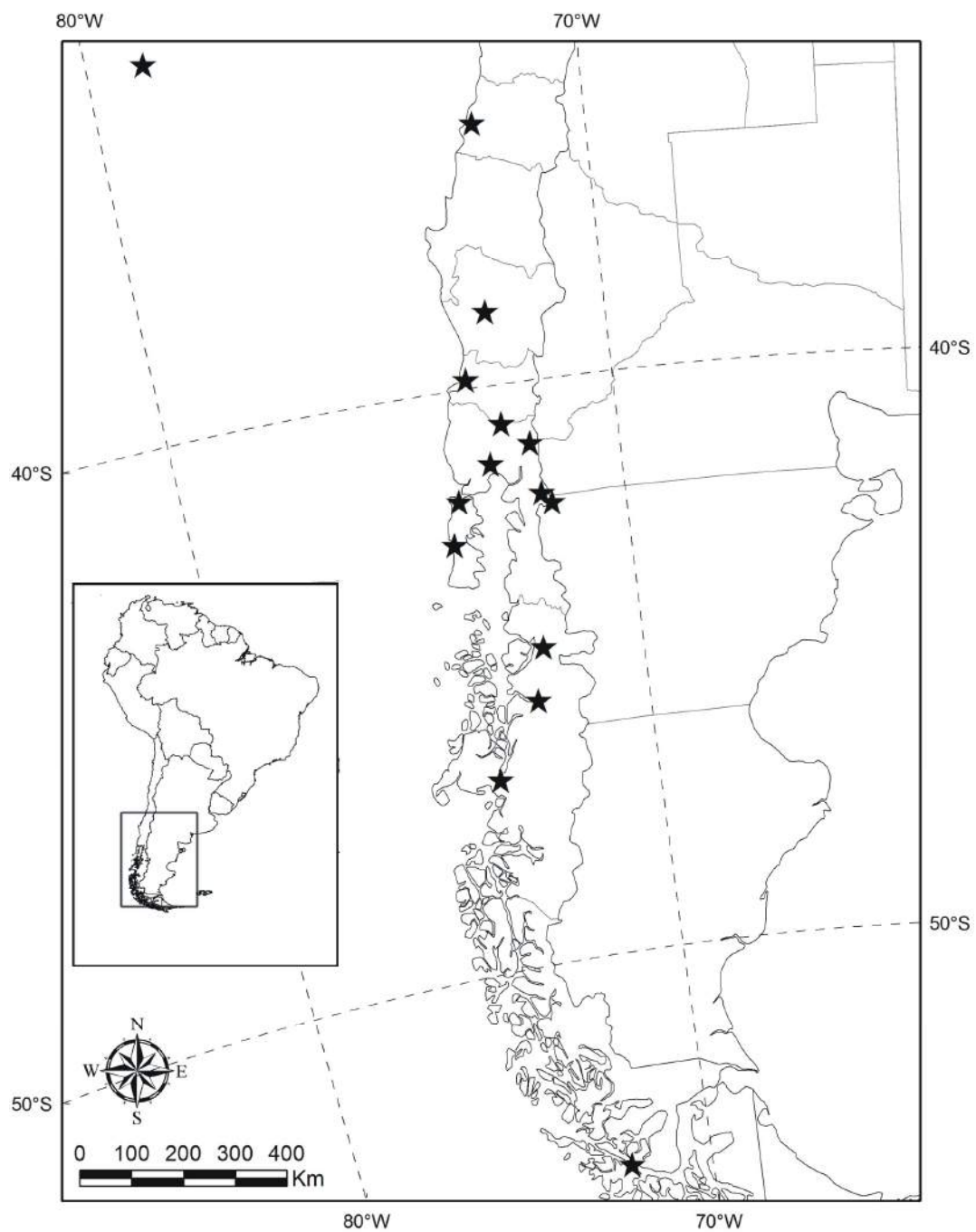


Figura 16. *Hymenophyllum cruentum*. Área de distribución de la especie.

5.7 Subgénero *HYMENOPHYLLUM*

Leptocionium C. Presl, Hymenophyllaceae: 26, tab. XI, fig. D. 1843. *Hymenophyllum* Sm. sect.

Leptocionium (C. Presl) Prantl, Unters. Morph. Gefässkrypt. 1: 54. 1875. *Hymenophyllum* Sm. subgén. *Leptocionium* (C. Presl) Christ, Farnkr. Erde: 20. 1897. *Hymenophyllum* Sm. subsect. *Leptocionium* (C. Presl) C.V. Morton, Contr. U. S. Natl. Herb. 29(3): 170. 1968. Especie tipo: *Leptocionium dicranotrichum* C. Presl (= *Hymenophyllum dicranotrichum* (C. Presl) Sadeb.).

Serpylloopsis Bosch, Verslagen Meded. Afd. Natuurk. Kon. Akad. Wetensch. 11: 318. 1861.

Trichomanes L. subgén. *Serpylloopsis* (Bosch) Christ, Farnkr. Erde: 23. 1897. Especie tipo: *Hymenophyllum caespitosum* Gaudich.

Hymenophyllum Sm. sect. *Eupectinum* Diem & J. S. Licht. Darwiniana 11: 635. Especie tipo:

Hymenophyllum pectinatum Cav.

Rizomas rastreros, filiformes, casi glabros, o con escasos pelos de pared gruesa. Frondes simples a 4-pinnatífidas, angostamente elípticas a subdeltoideas. Margen de los segmentos enteros o dentados. Soros usualmente en el extremo de segmentos acroscópicos, valvas enteras o aserradas, receptáculos incluidos o levementes exertos.

Este es el subgénero más variable, tres de los géneros monotípicos considerados por Morton (1968), se incluyen a partir de los últimos análisis filogenéticos (Pryer et al., 2001; Ebihara et al., 2002; Hennequin et al., 2006a). Su número cromosómico varía entre $n=11$ y 28, y los caracteres diagnósticos son muy escasos. Hennequin et al. (2010), proponen 3 clados dentro de la circunscripción actual del subgénero: el clado *H. acanthoides*, el clado *H. tunbrigense*, que incluye a gran parte de las especies del subgénero estudiadas en el presente trabajo, y coincide con la sección *Hymenophyllum* según Diem & Lichtenstein (1959), y el clado *H. tenellum*, que incluye a 3 especies de la región del Océano Índico.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES

1. Frondes pinnadas de margen entero; pinnas simples, pecíolos y raquis pilosos, involucros obcónicos.

5- *H. caespitosum*

1'. Frondes pinnatífidas, pinnado-pinnatífidas o más divididas, margen entero, dentado o aserrado, pecíolos y raquis pilosos o glabros; involucros orbiculares, ovados o elípticos.

2

2. Láminas con pelos bifurcados sobre su superficie.

7- *H. dicranotrichum*

2'. Láminas generalmente glabras o con pelos simples sólo sobre los ejes.

3

3. Soros sobre ambos lados de las pinnas.

6- *H. dentatum*

3'. Soros sólo sobre el lado acroscópico de las pinnas.

4

4. Pinnas flabeladas o trapeziformes, con la nervadura principal o costa en la parte inferior de la pinna, recta o arqueada, dividiéndose acroscópicamente, dando lugar a segmentos simples o más divididos, paralelos o no.

5

4'. Pinnas rómbicas (por lo menos las basales), o lanceoladas a ovado-lanceoladas, con la nervadura principal o costa central, o generando segmentos hacia ambos lados, tomando en ocasiones un aspecto simpodial.

10

5. Soros generalmente sobre segmentos de tamaño normal, del mismo ancho o levemente más angostos que el indusio, no arqueados en la base, en el mismo plano que la lámina. Indusios lanceolados. Segmentos acroscópicos paralelos.

6

5'. Soros generalmente sobre segmentos reducidos, angostamente alados a lobulados, mas o menos arqueados en la base o arqueándose a la madurez, en el mismo plano que la lámina o no. Indusios ovados a oblongos. Segmentos acroscópicos no paralelos entre sí.

7

6. Pecíolo y base del raquis con pelos parduscos, escasos. Plantas de 3-10 cm alt.

14- *H. quetihuese*

6'. Pecíolo y raquis con abundantes pelos blanquecinos sobre el envés. Plantas de 8-20 cm alt.

12- *H. pectinatum*

7. Todas las pinnas 2-3-furcadas, las basales raramente 4-furcadas. Láminas angostas, de 0,5-1,5 cm lat., 1 indusio por pinna, raramente más.

8- *H. falklandicum*

7'. Pinnas basales y/o medias en general 4-furcadas o más. Láminas más anchas, de 0,9-5 cm. Generalmente más de 1 indusio por pinna, hasta 4.

8

8. Costas, cóstulas y últimos segmentos fuertemente arqueados o reflexos, segmentos generalmente angostos (menos de 1 mm), con márgenes recurvados.

16- *H. secundum*

8'. Costas y últimos segmentos rectos o arqueados, segmentos más anchos (más de 1 mm), con

márgenes planos o levemente recurvados.

9

9. Ápice de los indusios entero, agudo o redondeado. Soros arqueados, frecuentemente en un plano perpendicular al plano de la lámina, sobre un pedicelo relativamente corto hasta del largo del indusio y angostamente alado. Extremo de las pinnas fértiles terminado en dos o tres lacinias de ancho normal.

13- *H. peltatum*

9'. Ápice de los indusios irregularmente dentado, redondeado. Soros levemente arqueados en la base, en el mismo plano de la lámina, sobre segmentos de longitud desigual, con alas más angostas o en ocasiones lobuladas, más anchas que el indusio. Extremo de las pinnas fértiles terminando en una lacinia alargada y ensanchada.

18- *H. umbratile*

10. Todas las pinnas con segmentos hacia ambos lados, lanceoladas.

11

10'. Pinnas basales con segmentos hacia ambos lados, las demás sólo, o más desarrolladas acroscópicamente.

12

11. Plantas endémicas de Juan Fernández. Pecíolo desnudo o con papilas cortas. Indusios ovados, de ápice agudo.

15- *H. rugosum*

11'. Plantas de selvas subtropicales y tropicales. Pecíolo con pelos sobre el lado del envés, catenulados, simples, de 4-10 células, de 0,6-1,4 mm long. Indusios elípticos u ovados, de ápice redondo.

9- *H. fucoides*

12. Pecíolos y raquis con pelos rojizos. Plantas formando cojines tupidos, densos, de color verde oscuro. Margen del indusio en general eroso o dentado, receptáculo cilíndrico.

13

12'. Pecíolos y raquis glabros. Plantas delicadas, no en cojines, de color verde claro a amarillento. Margen del indusio entero o levemente eroso, receptáculo algo engrosado, claviforme o fusiforme.

11- *H. nahuelhuapiense*

13. Frondes en general densas, con pinnas imbricadas. Plantas de los bosques templados del sur de Argentina y Chile.

17a- *H. tunbrigense* var. *tunbrigense*

13'. Frondes en general elongadas, con pinnas distanciadas. Plantas de selvas subtropicales y microhábitats serranos húmedos del norte argentino.

14

50

14. Raquis no alado en la base, pinnas delicadas, poco divididas, segmentos planos. Plantas de las sierras de Córdoba y noroeste argentino.

17b- *H. tunbrigense* var. *cordobense*

14'. Raquis alado desde la base, pinnas más robustas, más divididas, segmentos frecuentemente conduplicados. Plantas del sur de Brasil.

10- *H. megachilum*

5- *Hymenophyllum caespitosum* Gaudich., Ann. Sci. Nat. (Paris) 5: 99. 1825. *Trichomanes caespitosum* (Gaudich.) Hook., Sp. Fil. 1: 132, lám. 40 B. 1846. *Serpyllopsis caespitosa* (Gaudich.) C. Chr., Ark. Bot. 10(2): 29, fig. 4. 1910. TIPO: Argentina, “Iles Malouines” (Islas Malvinas), I-1823, *C. Gaudichaud s.n.* (holotipo P no visto; isotipo K000589552!). Figura 17.

Hymenophyllum densifolium Phil., Linnaea 29: 108. 1857. *Serpyllopsis caespitosa* (Gaudich.) C. Chr. var. *densifolia* (Phil.) C. Chr., Ark. Bot. 10(2): 30. 1910. TIPO: Chile, “In insuli archipelagi Chonos” *F. Fonck* 36 (holotipo no localizado; isotipo SI!).

Hymenophyllum dusenii Christ, in Dusén, Svenska Exped. till Magellansl. 3(5): 242. 1899 (1900). *Serpyllopsis caespitosa* var. *dusenii* (Christ) C. Chr., Ark. Bot. 10(2): 31. 1910. TIPO: Chile, “Fretum magellanicum: insula Desolación, in truncis arborum”, 27/03/1896, *P. Dusén* 671 (lectotipo, aquí designado, [anotado por Cremers in sched. in herb., 2006] P00622072!; isolectotipos S, UPS, fotos SI!); SINTIPO: Chile, “Fuegia australis: Río Azopardo, in terra ca. 500 m supra mare”, 29/02/1896, *P. Dusén* 602 (sintipos P00622071!, S12-15372, S12-15376, fotos SI!).

Trichomanes caespitosum var. *elongatum* Hook., Sp. Fil. 1: 132, lám. 40 B, fig. 3, 4. 1846. *Serpyllopsis caespitosa* var. *elongata* (Hook.) C. Chr., Ark. Bot. 10 (2): 30. 1910. TIPO: Chile, “Chiloé”, *H. Cuming* 14 (holotipo K000589557!)

Serpyllopsis caespitosa (Gaudich.) C. Chr. var. *fernandeziana* C. Chr. & Skottsberg, Nat. Hist. Juan Fernández 2: 5. 1920. TIPO: Chile, Juan Fernández, “Más Afuera: Heath above Quebrada del Mono”, ca. 850 m, *C. Skottsberg* 421 (lectotipo, aquí designado, UPS, foto SI!; isolectotipos GB-0047824!, S, foto SI!). SINTIPOS: Chile, “Más a Tierra: Cordón Chifladores, in the innermost part of the Frances valley, on *Drimys winteri*”, ca. 500 m, *C. Skottsberg* 1128 (sintipo S, foto SI!); “ridge between Quebrada Laura and Quebrada Piedra agujereada”, ca. 650 m, *C. Skottsberg* 1129 (sintipo S, foto SI!); “on the main crest of the island, above Pangal, on *Drimys*”, ca. 800 m, *C. Skottsberg* 1127 (no localizado); “Valle Colonial, along the road to Portezuelo, on *Drimys*”, ca. 450 m, *C. Skottsberg* 136 (sintipos GB, foto SI!, S, foto SI!, UPS, foto SI!, BM, foto SI!); “Cordón Salsipuedes, brushwood on the ridge”, 615 m, and in Quebrada Helechos, on *Drimys*, 660 m, *C.*

Skottsberg 284 (sintipos GB-0047823!, S, foto SI!, UPS, foto SI!); “rocks at Las Torres”, 1350 -1370 m, *C. Skottsberg 421b* (sintipos GB-0047821!, UPS, foto SI!, S, foto SI!, BM, foto SI!); “South slope of Los Inocentes, in *Dicksonia*-forest on the trunks, ca. 950 m”, *C. Skottsberg s.n.* (no localizado); “also near the highest summit, 1450 m in moss mats”, *C. Skottsberg 381* (sintipo S, foto SI!).

Rizomas filiformes, ramificados, castaños oscuros, de 0,2 mm de diám., con pelos castaños, simples, paucicelulares, de 0,3-0,7 mm long., adpresos o patentes, cubriendo densamente las partes jóvenes; **frondes** distantes, de crecimiento indeterminado, de 0,5-4 (7,5) cm long.; **pecíolos** castaño oscuros, teretes, de aprox. 0,3 cm long., no alados, densamente cubiertos de pelos castaños similares a los del rizoma; **láminas** lineares, oblongas, pinnadas o pinnatisectas, de 0,5-5 x 0,5-1,3 cm, textura membranácea, muy pilosas sobre la parte abaxial de las nervaduras y sobre el raquis, pelos paucicelulares, castaños, simples, adpresos en su base y luego reflexos con el ápice agudo; **raquis** castaño oscuro, terete, no alado, densamente piloso; **pinnas** oblongas, simples, de margen entero, raramente pinnatífidas, de 0,3-0,7 x 0,1-0,2 cm, subalternas, imbricadas o no, dispuestas de forma oblicua, hasta perpendicular con respecto al raquis y en el mismo plano que este o no, con la base angostada a dos pequeñas alas adnatas al raquis, la abaxial mayormente más desarrollada o simétricas, la cara adaxial glabra, la cara abaxial con pelos castaños sobre las nervaduras, paucicelulares, recurvados; **soros** en número de 1 a 7, agrupados en la parte apical de la fronde, pudiendo originarse nuevos en el siguiente período vegetativo, terminales sobre segmentos modificados, en el mismo plano que la lámina; **indusios** obcónicos, inmersos hasta más de la mitad en el segmento, de base cuneada, de ápice entero a ondulado o denticulado, con alas más o menos desarrolladas, ambas valvas cubiertas por pelos castaños similares a los del raquis, en ocasiones con crestas longitudinales terminadas en dientes; **receptáculo** claviforme, exerto a la madurez, continuando su crecimiento luego de liberar los esporangios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de la Argentina y Chile, distribuida en toda la parte austral del área de estudio, desde Neuquén hasta Tierra del Fuego e Isla de Los Estados en Argentina, incluso en las Islas Malvinas, y desde la región de los Lagos hasta la región de Magallanes en Chile y en Juan Fernández, llegando hasta los 1600 m s.m. (fig. 18). Se la puede hallar epífita sobre troncos, terrestre o epipétrica. En general crece en ambientes sombríos y húmedos, aunque se la puede hallar también en sitios más desprotegidos. Es una de las especies más abundantes y comunes del género.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA: Chubut, Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, sendero entre pasarela Río

Arrayanes y Puerto Chucao, 611 m, 26-X-2008, Biganzoli 1807 (SI); Parque Los Alerces, en el alerzal extremo oeste del brazo sud del Lago Menéndez, 11-X-1953, Burkart 19165 (SI). Neuquén, Lácar, Río Huahum, 630 m, 29-III-1952, Diem 2101 (SI; BAB). Los Lagos, Península Quetrihué, Parque Nacional Arrayanes, laguna Hua Huan, costa norte, 22-II-2011, Larsen 169 (SI); Lago Nahuel Huapi, Península Panguinal, 31-III-1940, Diem 61P (BAB; SI); Rincón, camino al paso Puyehue, 24-IV-1943, Diem 609 (BAB; SI); Parque Nacional Nahuel Huapi, Laguna Las Monjas al pie del Cerro Tres Lagunas, 1600 m, 22-III-1951, Diem 1883 (SI); Lago Nahuel Huapi, Isla Victoria, Punta Norte, 25-V-1944, Diem 805 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, 04-VII-1941, Diem 597 (BAB; SI); Puerto Blest, camino al Puerto Alegre (Laguna Frías), 800 m, 23-X-1947, Diem 1059 (BAB; SI); Lago Nahuel Huapi, Brazo Tristeza, salto arroyo Raquiduanco, 780 m, 04-V-1952, Diem 2152 (BAB). Tierra del Fuego, Ushuaia, Isla de los Estados, Bahía York, 30-X-1971, Dudley 1138 (BAB); San Juan del Salvamento (Isla de los Estados), 18-IV-1896, Alboff 924 (SI). Islas del Atlántico Sur, Islas Malvinas, 1850, W. J. Hooker s.n. (SI 19303) (SI). CHILE, región de Los Lagos, Llanquihue, bajando el volcán Osorno, 1056 m, 23-II-2012, Larsen 261 (SI); Peulla, Laguna El Encanto, 200 m, 29-X-1947, Diem 1092 (BAB; SI); Puerto Varas, 26-I-1909, Hicken 5 (SI 18466) (SI). Chiloé, Buaún, 30-I-1937, Barros 197 (SI). Región de Aisén, Aisén, Ruta 7 entre Santa Lucía y La Junta, 94 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2222 (SI); Laguna San Rafael, 28-XII-1952, Neumeyer s.n. (Diem 2259) (BAB); Istmo de Ofqui, Punta Leopardo, 12-I-1921, Hicken 85 (SI 16546). Coihaique, Ruta de Puerto Tranquilo pasando el Ventisquero Río Exploradores, km 65, fin del camino, 73 m, 29-XI-2009, Biganzoli 2261 (SI). Región de Magallanes, Última Esperanza, Isla Piazzzi, Caleta Ocasión, Abra Leackey's Retreat, 17-I-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1046) (BAB); Isla Vidal Gormaz, Seno Nantuel, Bahía María Angélica, 03-II-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1302) (BAB); Seno Última Esperanza, Puerto Toro, 18-I-1977, Moore s.n. (TBPA 1844) (BAB). Magallanes, Isla Santa Inés, 13-I-1950, sin colector s.n. (SI 21677) (SI).

OBSERVACIONES

Especie fácilmente reconocible principalmente por su pequeño tamaño, sus pinnas simples, sus indusios obcónicos característicos y su hábito cespitoso. Presenta indusios agrupados generalmente en el ápice de la fronde, reemplazando a las pinnas en su posición, aunque se pueden hallar ejemplares que continúan su crecimiento vegetativo luego de desarrollarlos, quedando los indusios agrupados en la mitad de la fronde.

Este taxón fue originalmente descrito por Gaudichaud bajo el género *Hymenophyllum*, luego en 1861 van den Bosch lo utilizó para describir un género nuevo, *Serpyllopsis*. Sin embargo Hooker (1844-1846) lo ubicó en el género *Trichomanes*, posición que fue la más utilizada por los autores. En 1910, Christensen realiza la nueva combinación bajo el género *Serpyllopsis*, señalando que *S. caespitosum* presenta características intermedias entre los 2

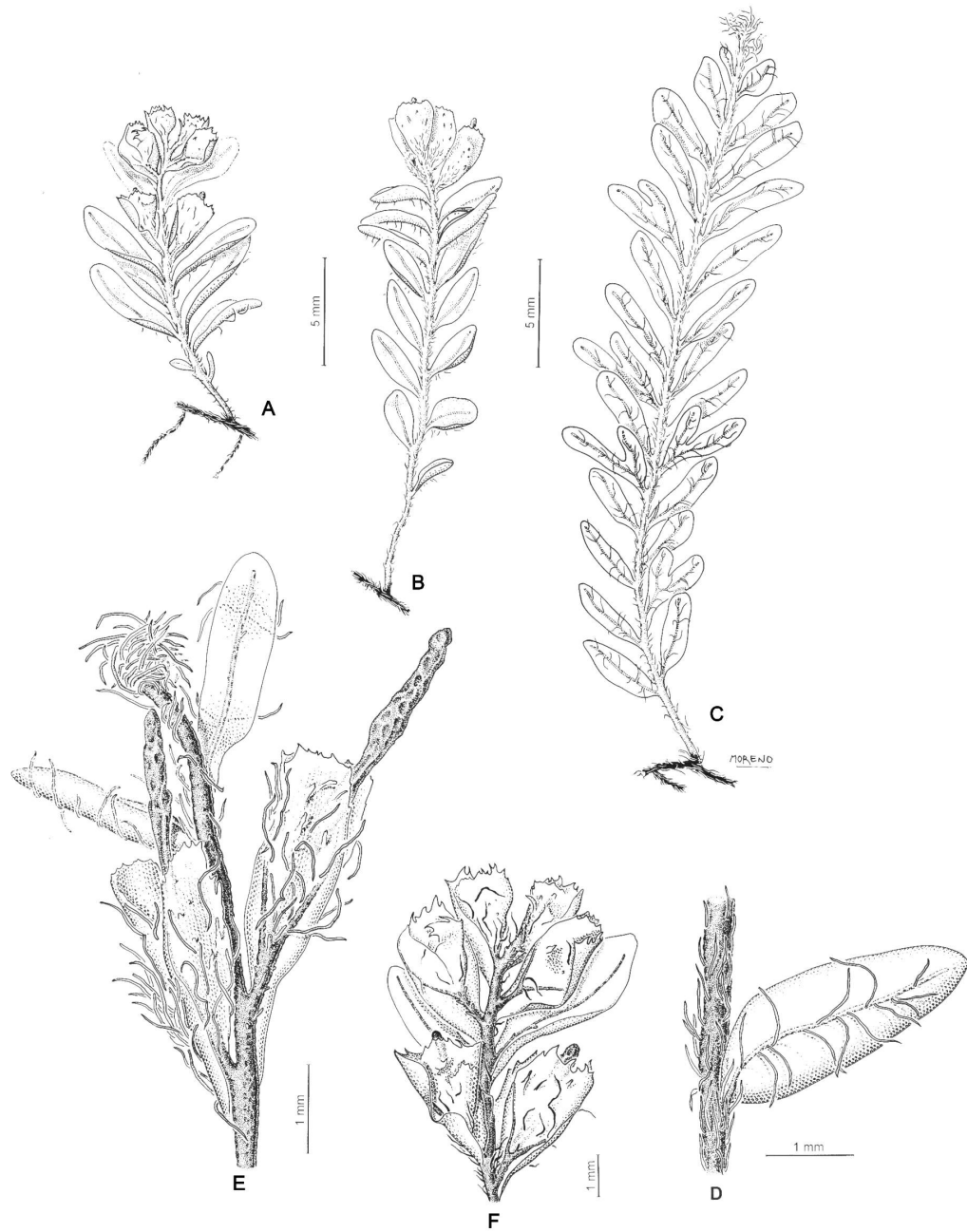


Figura 17. *Hymenophyllum caespitosum*. A-C, aspecto general. D, detalle del raquis y del envés de una pinna. E, detalle del ápice de una fronde fértil. F, detalle del ápice de una fronde fértil donde se pueden observar los receptáculos exertos.

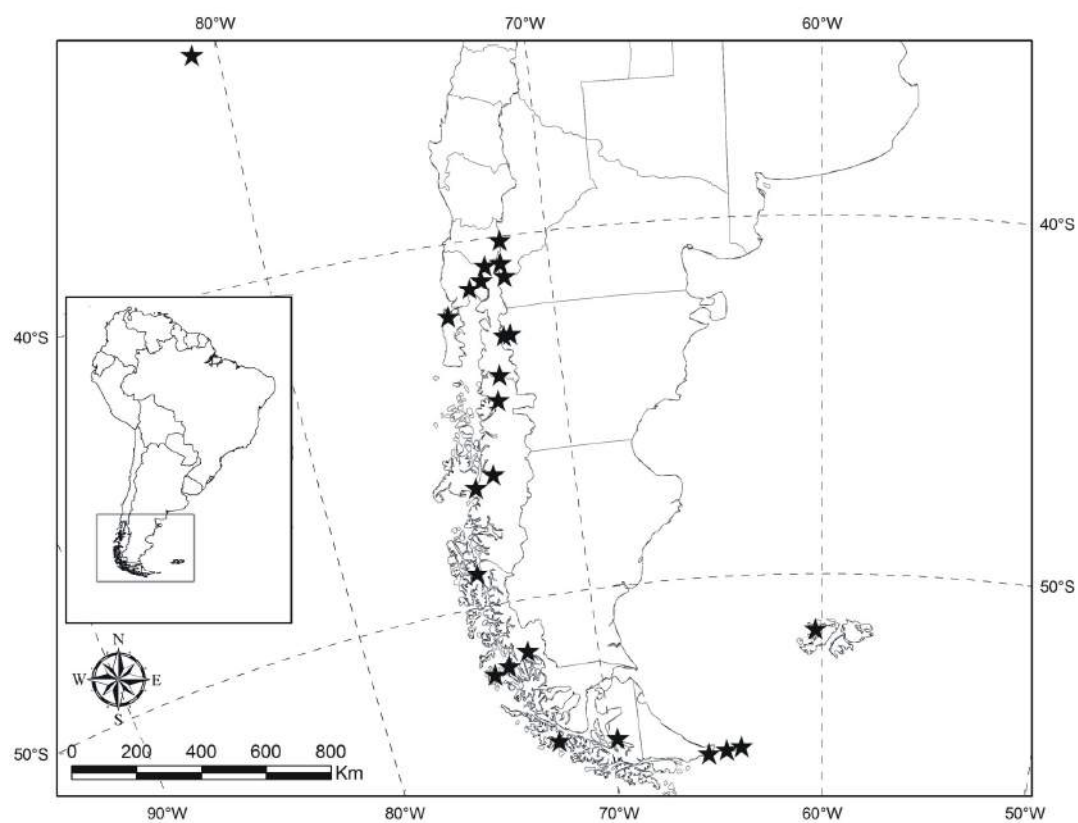


Figura 18. *Hymenophyllum caespitosum*. Área de distribución de la especie.

géneros clásicos de la familia, los indusios lo acercan al género *Trichomanes* y su hábito y características generales lo asemejan más a *Hymenophyllum*. Los estudios recientes de Ebihara et al. (2006), que incluyen análisis moleculares, han propuesto ubicar a *Serpyllopsis* dentro del género *Hymenophyllum*, posición que se sigue en el presente trabajo.

Posee frondes indeterminadas (Christensen 1910), lo que puede originar variaciones en su longitud (0,5-7,5 cm). Se considera aquí que estas variaciones se relacionan con la edad de la planta, la intensidad de luz que incide directamente en sus frondes, y en general las condiciones en las que se desarrolla. De la misma manera la densidad de la pilosidad, así como el margen del labio del indusio entero o dentado, no son tomados aquí como caracteres distintivos. Por estas razones se consideran como sinónimos a las variedades *densifolia*, *dusenii*, *elongata* y *fernandeziana*, todas ellas fundadas en variaciones de los caracteres mencionados anteriormente.

Se escogió el ejemplar P00622072 como lectotipo de *Hymenophyllum dusenii*, ya señalado como tal en una etiqueta de herbario por Cremers, por ser el material mejor conservado y más abundante. Para *Serpyllopsis caespitosa* var. *fernandeziana* se eligió el ejemplar depositado en UPS, debido a que es el más abundante y representativo.

6- *Hymenophyllum dentatum* Cav., Descr. Plant.: 276. 1802. *Leptocionium dentatum* (Cav.) Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 4(4): 384. 1859. TIPO: Chile, “San Carlos de Chiloé”, 1801, *L. Née* 687 (holotipo MA475842!; isotipo BM000936794!). Figura 19.

Hymenophyllum bridgesii Hook., Sp. Fil. 1: 97, tab. 35 C. 1844. *Sphaerocionium bridgesii* (Hook.) Klotzsch, Linnaea 18: 536. 1844. TIPO: Chile, “Hab. Valdivia, on trunks of trees” *T. Bridges* 795 (lectotipo, aquí designado, K000589679!; isolectotipo E00215234!). SINTIPOS: Chile, “Hab. Valdivia, on trunks of trees” *T. Bridges* 796 (K000589678!, E00215233!, E00413894!); Chile, “Chiloé”, *H. Cuming* 9 (K000589681!, E00215229!, E00215230!).

Hymenophyllum trichocaulon Phil., Anales Univ. Chile, I, Mem. Ci. Lit. 94: 360. 1896. TIPO: “Chile austral” *R. A. Philippi* s.n. (holotipo SGO000000528!; isotipo SGO000000527!).

Rizomas rastreros, filiformes, ramificados, castaño-rojizos oscuros, de 0,45-0,65 mm de diám.; pelos del rizoma castaño-rojizos, con 5-10 células, de 0,5-2 mm long., dispuestos espaciadamente sobre el rizoma, más densos en la base de los pecíolos, adnatos o adpresos, lineares, uniseriados, con las uniones entre las células engrosadas; **frondes** distanciadas, de (10)15-25(30) cm long.; **pecíolos** negros, de 3-13 cm long., con pelos en toda su longitud similares a los del rizoma, de poco más de 1 mm long., adpresos, ferrugíneos, no alados; **láminas** ovadas a subtriangulares, 3-pinnado-pinnatífidas, de 5-11 x 3-6 cm, textura

membranácea, glabras; **raquis** negro, con pelos castaños a negros, multicelulares, uniseriados, adpresos, en forma de T, de aprox. 1 mm long., angostamente alados hacia el ápice, con alas de margen entero; **pinnas** 2-pinnado-pinnatífidas, ovadas, ovado-lanceoladas a ovado-lineares, de 1-3,5 x 0,8-1,8 cm, simétricas, costas y cóstulas con pelos en su cara adaxial, angostamente aladas; **segmentos** oblongos, de 0,6-0,9 mm de ancho, con ápice redondeado, margen levemente dentado, glabros; **soros** en toda la lámina, a excepción de las pinnas basales, subaxilares, dispuestos a ambos lados de las pinnas, sobre un corto pedicelo arqueado, perpendiculares al plano de la lámina; **indusios** elípticos a suborbiculares, no inmersos en la lámina, de base aguda, engrosada, de ápice redondeado, entero o irregular, valvas abiertas hasta más de la mitad, con dientes (3) alargados en forma de crestas longitudinales sobre la superficie de una de las valvas; **receptáculo** filiforme, inserto, de 1 mm long.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de los bosques del sur. En la Argentina crece en las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut y también en Tierra del Fuego, incluida la Isla de los Estados. En Chile se halla desde la región del Biobío, hasta la provincia de Capitán Prat, en la región de Aisén; también se la ha colectado en la región de Magallanes (fig. 20). Este helecho vive epífito, epipétrico, o sobre el sustrato en descomposición. Es una especie muy común, y es habitual encontrarla asociada a otras especies del género.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Neuquén, Lácar, Río Huahum, 630 m, 29-III-1952, Diem 2103 (SI). Los Lagos, Península Quetrihué, Punta La Gaviota, 780 m, 27-VI-1948, Diem 1164 (SI); Península Quetrihué, 23-III-1940, Diem 126P (SI); Correntoso, 05-II-1934, Burkart 6305 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, vertiente detrás de la Estación Biológica, 24-II-2011, Larsen 188 (SI); Lago Nahuel Huapi. Pto. Blest, 19-III-2008, Morero 255 (CORD). Chubut, Futaleufú, Lago Menéndez, 02-II-1945, Castellanos s.n. (LIL150278A); Lago Menéndez, alerzales del brazo norte, 04-II-1955, Burkart 19811 (SI); Parque Nacional Los Alerces: riva orientale del Lago Situacion, 08-I-1974, Pichi-Sermolli 7413 (SI); Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 588 m, 30-X-2008, Biganzoli 1841 (SI). CHILE, región del Biobío, Arauco, Contulmo, 10 m, 00-XII-1952, Gunckel 30907 (CONC). Región de la Araucanía, Cautín, Trailanqui, 10-XI-1929, Gunckel 860/3 (SI); Pucón, 08-I-1934, Barros 189 (SI); Trailanqui, 11-XI-1929 Gunckel 1794 (SI). Malleco, Angol, Parque Nacional Contulmo, 24-IV-1970, de la Sota 6002 (LP). Región de Los Ríos, Valdivia, Cuyinhue, 00-IX-1925, Werdermann 1179a (SI); Corral, Cerro de la Viga, 100 m, 24-XII-1935, Gunckel 15403 (LIL); Camino entre Dollinco y Panguipulli, bosque frente a Quilapulli, 250 m, 14-I-1976 Marticorena 330 (CTES). Ranco, Camino desde Futrono a Lago Ranco por ruta T-55, puente Caunahué, 20-II-2012, Larsen 227 (SI). Región de Los Lagos, Chiloé, Chiloé, Piruquina, 11-IX-1931, Junge

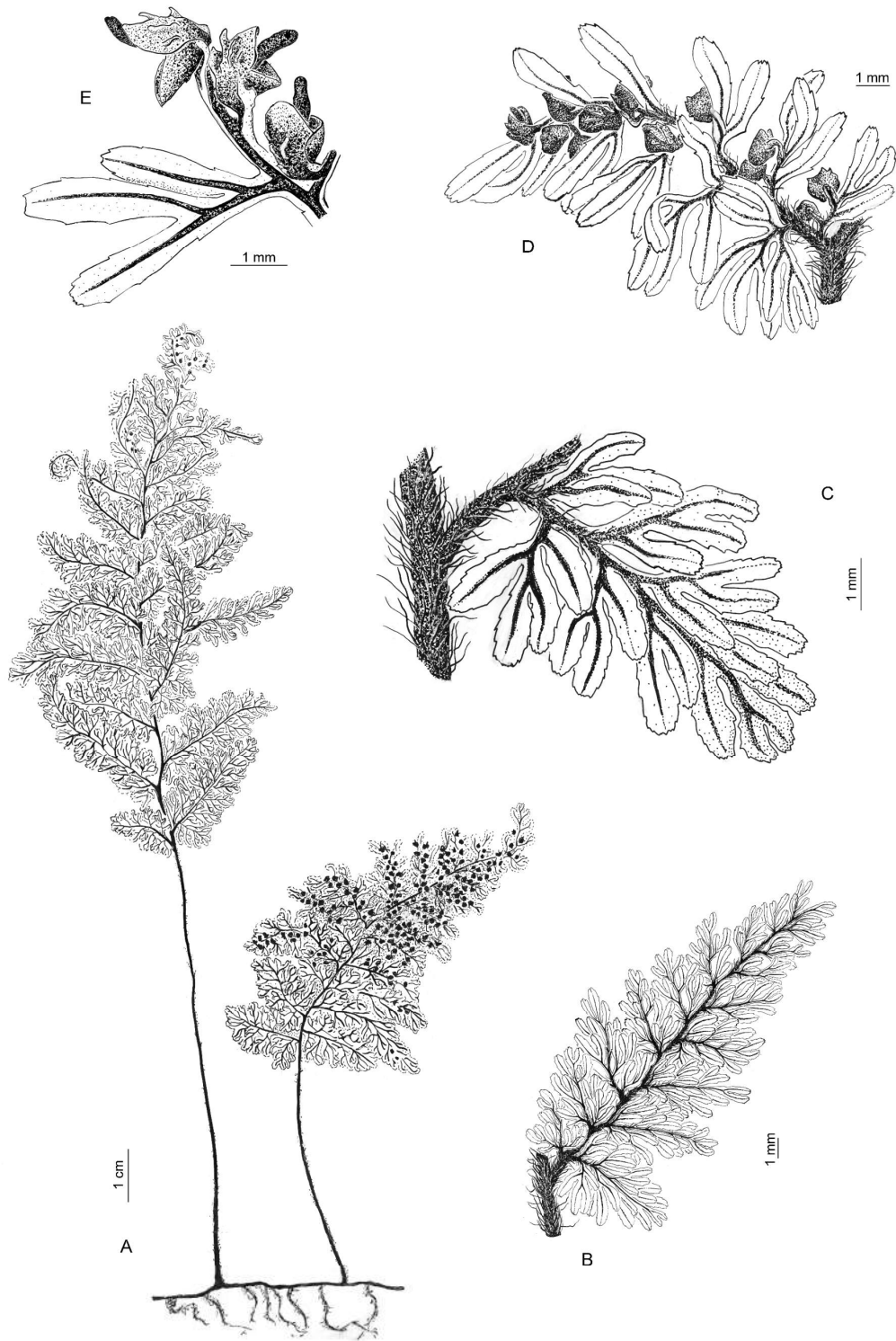
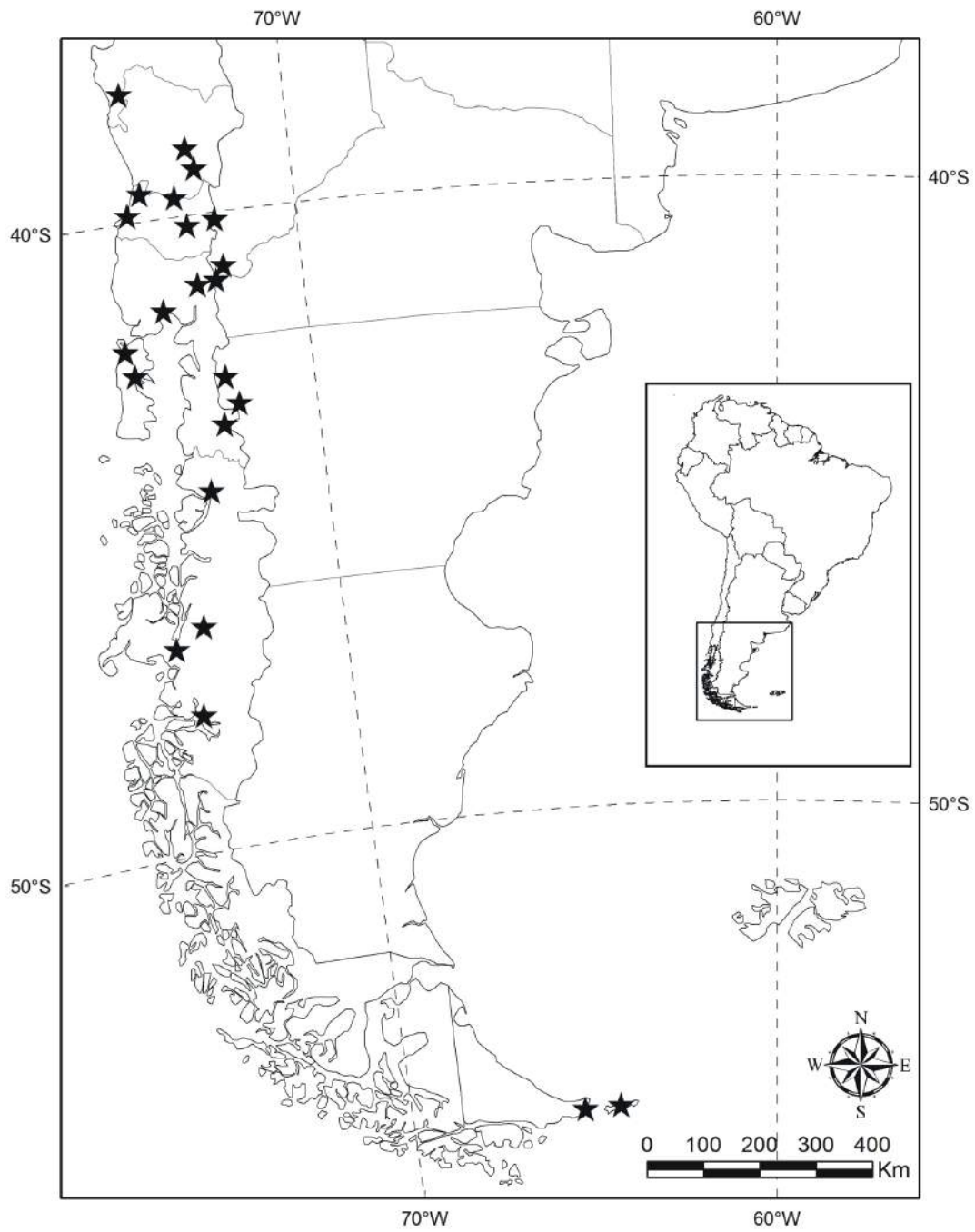


Figura 19. *Hymenophyllum dentatum*. A, aspecto general. B, vista de una pinna estéril. C, detalle de una pinnula. D, detalle de una pinna fértil. E, detalle de los indusios.



21 (SI); Buaín, 30-I-1937, Barros 252 (SI 116645). Llanquihue, Volcán Calbuco, 08-II-1937, Barros 263a (SI); Cayutué, faldas del "Cerro Derrumbe", 08-II-1931, Rentzell 22 (SI); Puerto Varas, 27-I-1909, Hicken 18 (SI 16578); Entre Ensenada y Petrohué, 16-II-1926, Looser 88H (SI); Puerto Montt, 24-I-1909, Hicken 19 (SI 16577); Peulla, 20-III-1959, de la Sota 2158 (LIL). Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 196 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2200 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, Leopardo, 13-I-1921, Hicken 84 (SI 16583); Istmo de Ofqui, San Rafael, 09-II-1921, Hicken 84 (SI 16576); Istmo de Ofqui, Leopardo, 12-I-1921, Hicken 84 (SI 16584); Ruta 7 saliendo de Puyuhuapi hacia Puerto Aisén, 10 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2227 (SI). Capitán Prat, Caleta Tortel, 5 m, 04-VIII-1976, Rodríguez R. 798 (CTES). Coihaique, Ruta de Puerto Tranquilo pasando el Ventisquero Río Exploradores, km 65, fin del camino, 73 m, 29-XI-2009, Biganzoli 2260 (SI).

OBSERVACIONES

Es una especie muy característica por sus frondes de tamaño mediano, la abundante pilosidad en los ejes y por tener todas las pinnas desarrolladas hacia ambos lados.

En su clasificación de las Hymenophyllaceae, Copeland (1938) incluye tentativamente a *H. dentatum* dentro del género *Meringium* por el margen dentado y la forma del involucro, aclarando que por lo demás no se circunscribe naturalmente a ningún otro género. Actualmente las especies de *Meringium*, incluido *H. dentatum*, se ubican dentro del subgénero *Hymenophyllum* (Ebihara et al. 2006).

Se escogió como lectotipo el ejemplar con código de barras K000589679, debido a su buen estado de conservación, a que se encuentra en estado fértil, y a que coincide con el protólogo.

7- *Hymenophyllum dicranotrichum* (C. Presl) Sadeb., Nat. Pflanzenfam.1(4): 110. 1899.

Leptocionium dicranotrichum C. Presl, Hymenophyllaceae: 27, lám. XI, fig. D, 1843.

Hymenophyllum chiloense Hook., Sp. Fil. 1: 90, lám. 32 A. 1844. nom. illeg. TIPO:

Chile, "Chiloé", *H. Cuming* 8 (lectotipo, aquí designado, K000589682!; isolectotipos E00215240!, E00420016!). SINTIPO: Chile, "Chiloé", *H. Cuming* 12 (K000589684!, E00420015!, S, foto SI!). Figura 21.

Trichomanes spinulosum Phil., Linnaea 30: 208. 1859-60. TIPO: Chile, "Prope Corral", 1858,

H. Krause s.n. (holotipo, SGO000000493!; isotipo SGO000000492!).

Rizomas filiformes, ramificados, pardo oscuros, de 0,1-0,25 mm de diám.; pelos del rizoma traslúcidos, uniseriados, adnatos, densamente dispuestos en rizomas jóvenes, caedizos a la madurez; **frondes** distantes, de 4,9-8 cm long.; **pecíolos** pardusco claros, de 0,9-3 cm long.,

notoriamente pilosos cuando jóvenes, con pelos translúcidos, uniseriados, adnatos, hasta de 7 células, de 0,4-0,8 mm long. o basalmente bifurcados de 0,2 mm; **láminas** lineares, lanceoladas u ovadas, pinnatífidas a 2-pinnatífidas, de 3-6 x 1-3 cm, textura membranácea, con pelos casi exclusivamente sobre el envés de la lámina, simples o basalmente bifurcados, siendo cada punta 1-2 celular, de 0,1-0,3 mm long., con pelos sobre todos sus ejes, multicelulares, uniseriados, adnatos a los ejes cerca de uno de sus extremos, con el extremo acroscópico en general más desarrollado, curvado hacia abajo, de 0,3-0,6 mm long.; **raquis** oscuro o pardo oscuro a verde en el extremo, anchamente alado en todo su largo, glabro en el haz, con pelos uniseriados, uni o paucicelulares, simples o connatos y en apariencia bifurcados en el envés, con el margen cubierto, al igual que el margen de los segmentos, de pelos simples o basalmente bifurcados; **pinnas** pinnatífidas a lobuladas, de contornos variables, lineares, obovadas, rómbicas, hasta elípticas, de 0,2-1,7 x 0,1-1,2 cm, las estériles pueden ser simétricas, o en general divididas dicotómicamente, con el segmento adaxial fértil o no, y el abaxial dividido una o varias veces; **segmentos** lineares u oblongos, simples o bifurcados, de 0,7-1,8 mm lat., de ápice redondo a obtuso, con pelos uni o paucicelulares, simples o bifurcados sobre el margen, idénticos a los de la lámina; **soros** en general subaxilares sobre el lado acroscópico, puede haber más de 1 soro por pinna, sobre todo en las pinnas basales, y en ese caso, de posición alterna con respecto al eje principal de la misma, todos ellos de posición adaxial, no pedicelados; **indusios** suborbiculares, inmersos hasta la mitad en la lámina, de base aguda y ápice redondo de margen entero algo sinuoso, con pelos simples uni o bicelulares de 0,25-0,35 mm long., abierto hasta la mitad o más; **receptáculo** filiforme, brevemente exerto a la madurez.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Chile, donde crece desde la región del Biobío, en Concepción, hasta Laguna San Rafael, en la región de Aisén (fig. 22). Vive epífita sobre troncos, solitaria o asociada a otras especies del género, en general especies raras o de ambientes muy húmedos como *H. caudiculatum* o *H. cruentum*, pudiendo formar colonias ampliamente extendidas.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

CHILE, región del Biobío, Concepción, Rio Chivilingo, Puentes Mellizos, 05-I-1966, Meyer 9778 (LP). Región de Los Ríos, Valdivia, Camino Reyehueico y Neltume, 380 m, 00-I-1976, Marticorena 528 (CONC). Región de Los Lagos, Osorno, Parque Nacional Puyehue, camino al volcán Casablanca, 558 m, 21-II-2012, Larsen 243 (SI). Chiloé, PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 289 (SI); Chiloé, 00-I-1836, Castro, s.n. (SI 16514); Chiloé, Buaún, 26-I-1937, Barros 284 (SI); Chiloé, Piruquina, 31-VIII-1931, Junge 9 (SI); Chiloé, Bosque Fdo. Bellavista, Ancud, 23-I-1967, Villagrán 125 (LP). Llanquihue, Boca Río Puelo, 00-I-1916, Espinosa Bustos 10 (SI); Peulla, Cascada de los Novios, 00-II-1947, Spinosa s.n. (SI 16831);

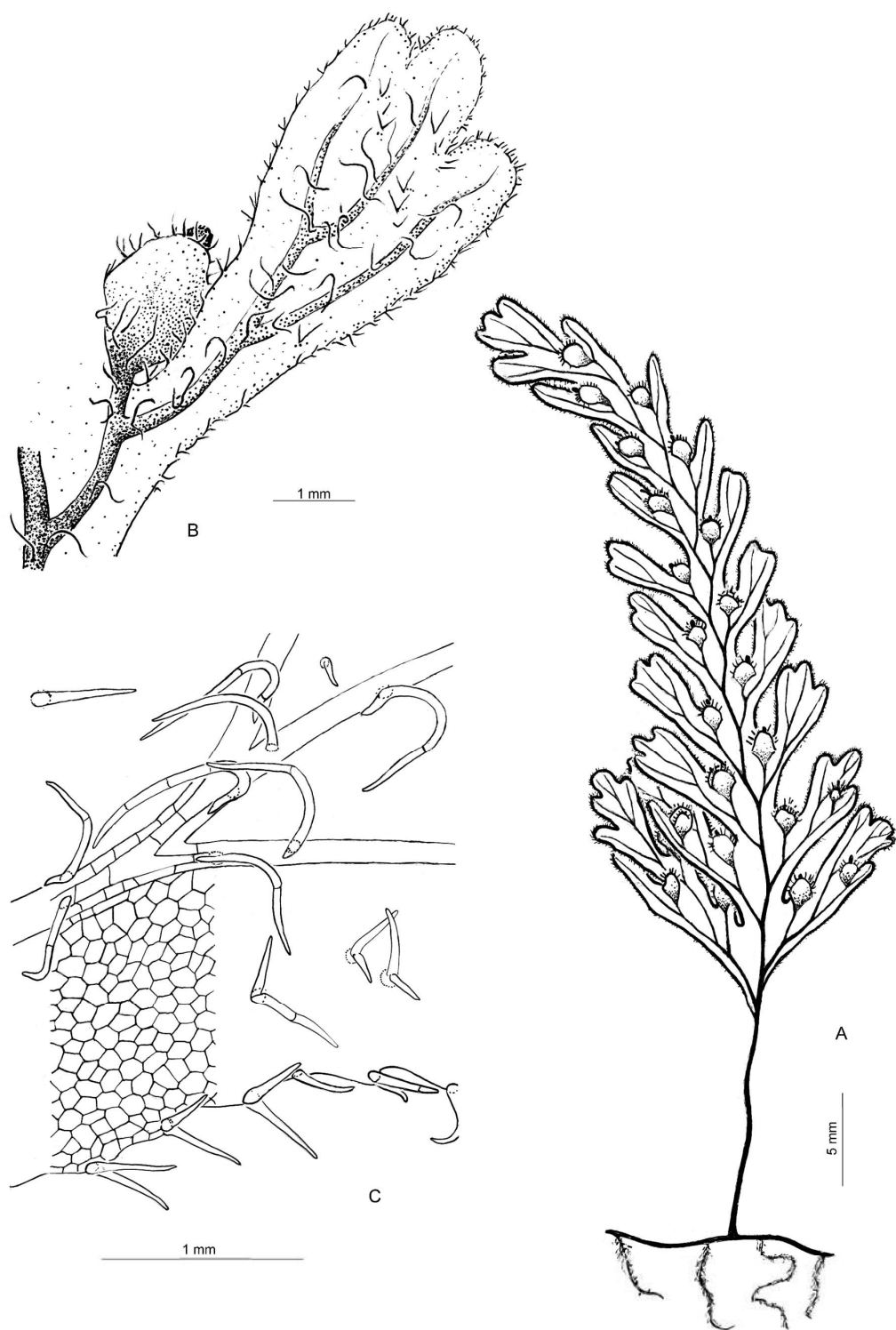


Figura 21. *Hymenophyllum dicranotrichum*. A, aspecto general. B, vista de una pinna fértil. C, detalle de un sector del envés de la fronde.

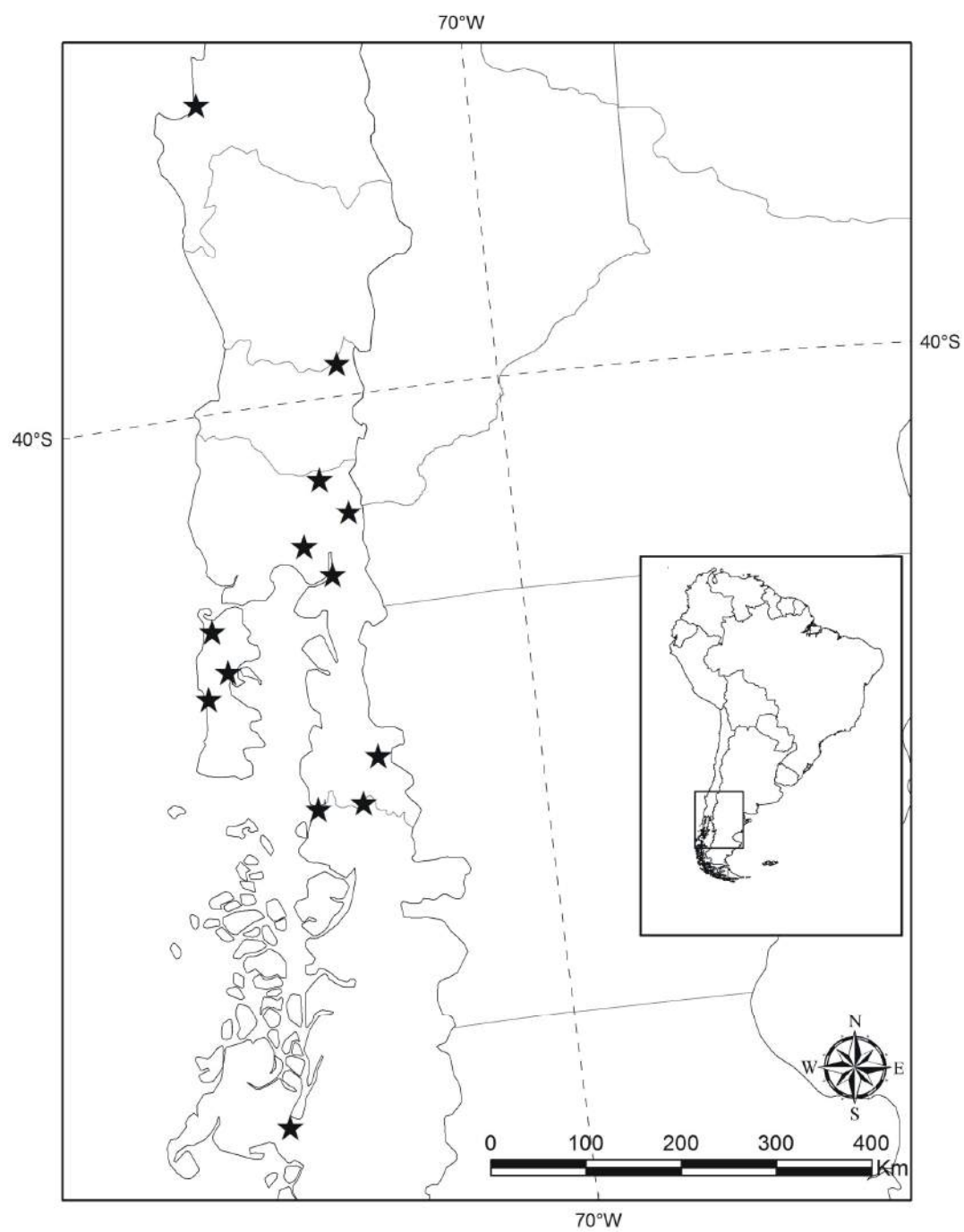


Figura 22. *Hymenophyllum dicranotrichum*. Área de distribución de la especie.

Volcán Calbuco, 08-II-1937, Barros 196 (SI). Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2208 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, Leopardo, 12-I-1921, Hicken 87 (SI 16581); Istmo de Ofqui, San Rafael, 13-II-1921, Hicken 77a (SI); Isla de los Leones, sin colector s.n. (SI 16511); Ruta 7 entre Santa Lucía y La Junta, 94 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2221 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie es muy particular ya que es la única dentro del subgénero *Hymenophyllum* que posee pelos sobre la superficie de la lámina. Posee además pelos simples o biburcados sobre el margen de la misma, y pelos simples uni o bicelulares sobre el margen del indusio, que son característicos de la especie. Otros caracteres diagnósticos son los soros subaxilares, y el receptáculo exerto.

Considerada por Morton (1968) como único representante de la sección *Leptocionium* dentro del subgén. *Sphaerocionium*, fue relacionada con *Hymenophyllum* por otros pteridólogos (Copeland 1938, 1947; Pichi Sermolli 1977; Iwatsuki 1984, 1990) y recientemente fue incluida dentro del subgén. *Hymenophyllum* por Ebihara et al. (2006).

Se designa como lectotipo de la especie el ejemplar *H. Cuming* 8 depositado en el herbario de Kew (K). Si bien este espécimen posee una sola fronde, la misma es del tamaño adulto y se encuentra en estado fértil y con rizoma.

8- *Hymenophyllum falklandicum* Baker, Syn. Fil. ed. 2: 68. 1874. TIPO: Argentina, “Falkland islands”, *Abbott s.n.* (lectotipo, aquí designado, K000214056!). SINTIPO: Argentina, “Falkland Islands”, *J. D. Hooker s.n.* (K000214063!). Figura 23.

Hymenophyllum caespitosum Christ, in Dusén, Svenska Exped. till Magellansl. 3(5): 242. 1899(1900). hom. illeg., non Gaudich. 1825, nec Fée 1866. *Hymenophyllum glebarium* C. Chr., Ind. Fil.: 362. 1906. nom. nov. para *H. caespitosum* Christ. TIPO: Chile, “Fuegia Australis: in valle fluminis Azopardo in terra ca. 500 m supra mare”, *P. Dusén 654* (lectotipo, aquí designado, UPS!; isolectotipo S, fotos SI!). SINTIPO: Chile, “Pars occidentalis territorio magellanici: insula Desolacion ad Puerto Angosto in terra et in truncis arborum”, *P. Dusén 692* (UPS, foto SI!).

Hymenophyllum falklandicum Baker f. *andinum* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11: 696. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén: Parque Nac. Nahuel Huapi, subida al Cerro Colorado, a 1650 m, en una cueva”, 18-II-1940, *J. Diem P116* (holotipo SI!; isotipos, BAB!, LIL!).

Hymenophyllum falklandicum Baker var. *elongatum* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11: 696. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén, Lago Nahuel Huapi, Brazo Rincón, Península Panguinal”, 30-XI-1941, *J. Diem 568* (lectotipo, aquí designado, SI000069!). SINTIPO:

Argentina, “Neuquén, Lago Nahuel Huapi, Brazo Rincón, Península Panguinal”, 13-VII-1941, *J. Diem P114* (568) (SI000069!, BAB00000006!, BAB00000007!, LIL001942!, GH, foto SI!).

Rizomas rastreros, filiformes, ramificados, parduscos, de 0,2-0,35 mm de diám.; pelos del rizoma ferrugíneos, uniseriados, de 0,4-1 mm long., con 2-3 células, escasos, más densos cerca de la base del pecíolo; **frondes** distanciadas, de (2)3-7(10) cm long.; **pecíolos** parduscos, de 0,5-5 cm long., glabros o con escasos pelos ferrugíneos, similares a los del rizoma, de 2 células, de 0,5 mm long., teretes, levemente más delgados que el rizoma (aprox. 0,2 mm), no alados; **láminas** lineares, linear-lanceoladas, oblongas, hasta elípticas, pinnado-pinnatífidas, de 2-6,5 x 0,5-1,5 cm, de textura membranácea, glabras; **raquis** pardusco brillante, glabro, terete, en general no alado en la base y con pequeñas alas que se van ensanchando hacia el ápice; **pinnas** flabeladas, pinnatífidas, de 0,5-1 x 0,3-0,5 cm, asimétricas, sólo con el lado acroscópico desarrollado, con divisiones erecto-patentes características formando un ángulo de 30° entre ellas; **segmentos** lineares u oblongos, de 0,6-2 (2,6) mm de ancho, con el ápice redondeado a trunco, margen dentado, con dientes notables de más de 3 células, relativamente separados entre sí; **soros** subaxilares sobre las pinnas medias y apicales, en general 1 por pinna, con la base arqueada en mayor o menor grado, de manera que pueden orientarse en plano perpendicular al plano de la lámina o no, dispuestos sobre un corto pedicelo tenuemente alado; **indusios** ovados, ovado-lanceolados u oblongos, con la base aguda con venillas laterales engrosadas, el ápice redondeado a agudo, de margen entero, glabro, valvas abiertas un poco más de la mitad; **receptáculo** filiforme, delgado, inserto, de una longitud siempre menor a la del indusio.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de los bosques australes de Sudamérica austral-templada. En la Argentina se distribuye desde Neuquén hasta Tierra del Fuego, incluyendo a las Islas Malvinas. En Chile es menos común, se halla en puntos aislados desde la región del Biobío hasta la región de Magallanes y Antártica Chilena, incluyendo las islas Juan Fernández (fig. 24). Es una de las especies que soporta mayor rango de condiciones ambientales, llegando hasta una altitud de 1800 m s.m. Además es la única Hymenophyllaceae que ha sido recolectada en las Islas Georgias, y se halla entre las especies raras que habitan las Islas Malvinas, lugar donde fue descrita originalmente la especie. Crece frecuentemente sobre rocas, en sitios húmedos o protegidos como grietas, sobre sustrato en descomposición o mezclado con musgos, en ocasiones epífito, en densas colonias o cojines compactos que tapizan la superficie de las raíces y bases de los árboles. También ha sido observado asociado con *H. caespitosum* e *H. tortuosum*.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Neuquén, Lácar, Lago Hermoso, 1100 m, 03-IV-1952, Diem 2126 (SI). Los

Lagos, Cerro Colorado, 1800 m, 01-VI-1947, Diem 1028 (SI); Península Panguinal, Brazo Rincón, Lago Nahuel Huapi, 30-XI-1941, Diem 568 (SI); Península Quetrichué, Muelle bosque de los Arrayanes 18-VIII-1940, Diem 946 (SI); Puerto Blest, Laguna Ortiz-Basualdo, 1200 m, 24-X-1947, Diem 1065 (SI); Puerto Blest, cascada de Los Cántaros, 23-II-2011, Larsen 178 (SI); cerca Laguna Divisoria, Río Bravo, Pto. Blest, 1400 m, 22-III-1946, Diem 957 (SI); Laguna "Las Monjas" en los nacimientos del arroyo Vinagre, debajo de una roca húmeda, 1600 m, 05-III-1945, Diem 926 (SI); Camino del Rincón al paso Puyehue, a orillas del Río Pireco, 24-IV-1943, Diem 608 (SI); Isla Victoria, Puerto Mercedes, 01-IX-1946, Diem 984 (SI); Filo Machete al C° Rothkugel, Campamento 3, 1650 m, 27-III-1941, Diem 580 (SI). Río Negro, Bariloche, Laguna Frías, 28-IV-1942, Diem 552 (SI); Puerto Blest, Sendero entre Laguna de Los Cántaros y Laguna Ortiz Basualdo, 25-II-2011, Larsen 193 (SI); Brazo Blest, Arroyo Bravo, 09-II-1938, Capurro s.n. (LIL 102853). Santa Cruz, Lago Argentino, Lago Argentino, Puerto Ferrari, 05-III-1914, Hicken 1 (SI 16517); Lago Argentino, Puerto Ferrari, 00-III-1914, Hicken 427 (SI). Tierra del Fuego, Ushuaia, Isla de los Estados, 18-XI-1903, Skottsberg s.n. (SI 16513); Río Olivia, a NW di Ushuaia, 24-I-1974, Pichi-Sermolli 7551 (SI); Montes Martials, 15-XII-1932, Castellanos 7525 (LIL 18370). Islas del Atlántico Sur, South Georgia, Royal Bay, Moltke Harbour, 27-IV-1902, Skottsberg s.n. (SI 16582). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández, Más Afuera, 1000 m, 30-XI-1965, Meyer 9388 (LP). Región de Biobío, volcán Antuco, 00-I-1969, Ricardi 5716 (CONC). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, Punta Leopardo, 13-I-1921, Hicken 78 (SI 19979). Coihaique, Ruta de Puerto Tranquilo al Ventisquero Río Exploradores, 320 m, 29-XI-2009, Biganzoli 2254 (SI). Región de Magallanes, Última Esperanza, Canal De Las Montañas, 00-XI-1987, Pisano 6157 (CONC).

OBSERVACIONES

Esta especie es muy cercana a *H. nahuelhuapiense*, diferenciándose esta última por el follaje verde claro, las pinnas basales divididas hacia ambos lados, por las valvas de los indusios que se abren hasta la base y por el receptáculo de mayor grosor. Otro elemento afín, y en ocasiones difícil de diferenciar, es *H. peltatum* (véanse diferencias bajo esa especie).

La forma *andinum* y la variedad *elongatum* son entidades cuyos caracteres se encuentran dentro del rango de variabilidad de *H. falklandicum*, incluyéndose en su sinonimia. Diem & Lichtenstein (1959) describieron a la forma *andinum* como una variación de la especie que sobrevive a grandes altitudes o expuestas a fríos rigurosos. A la var. *elongatum* estos autores la separan por tener pinnas más remotas, mayor longitud de la lámina, segmentos más angostos (menos de 1 mm), caracteres que son variables en *H. falklandicum* y que también están relacionados con las condiciones ambientales.

Para lectotipificar *H. falklandicum* se designó el ejemplar K000214056, por ser el más representativo de la especie y coincidir con el protólogo. Para *Hymenophyllum caespitosum*

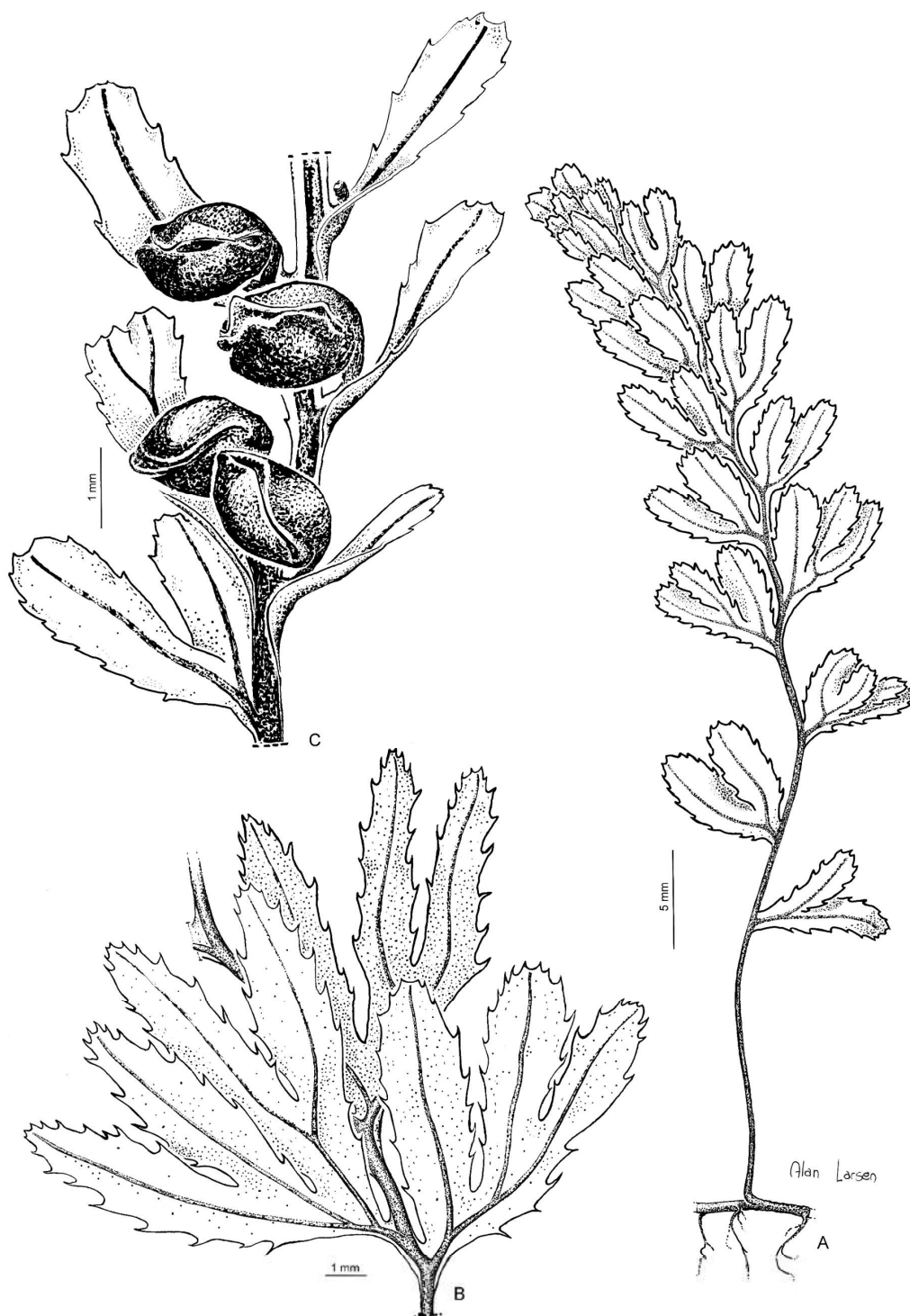


Figura 23. *Hymenophyllum falklandicum*. A, aspecto general. B, vista de las pinnas basales. C, vista de los indusios.

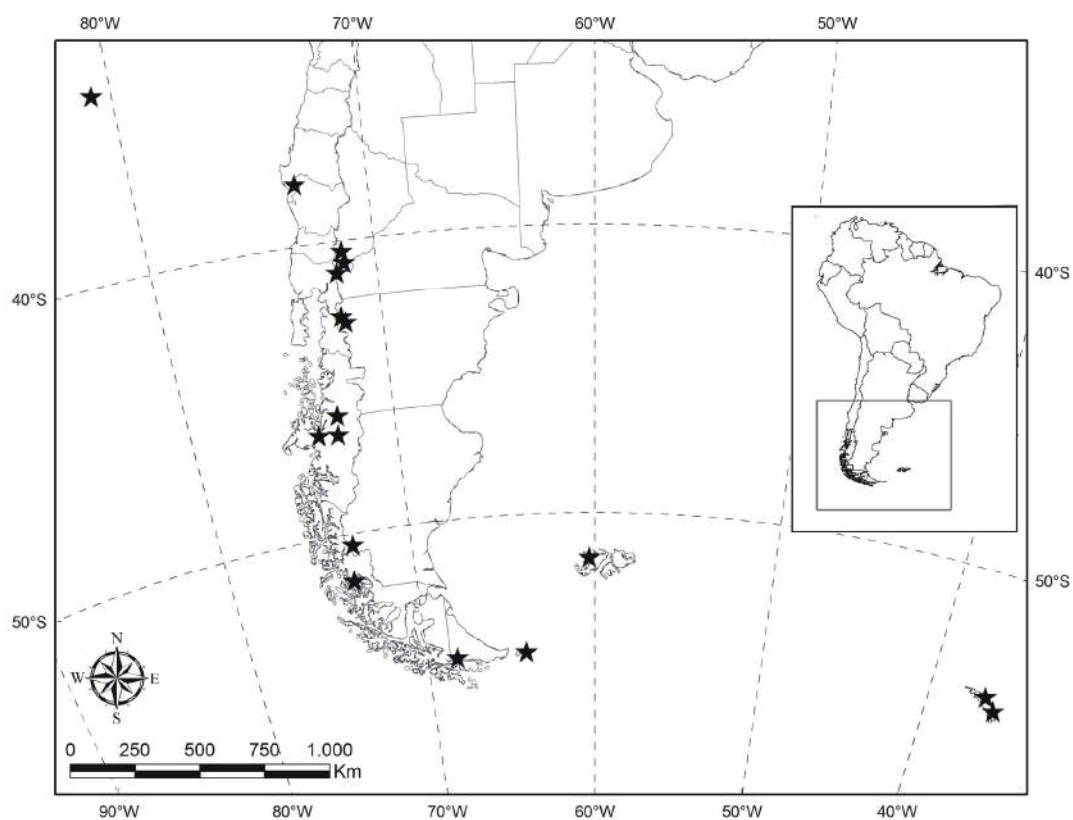


Figura 24. *Hymenophyllum falklandicum*. Área de distribución de la especie.

Christ se escogió el ejemplar *P. Dusén 654* depositado en UPS, por su mejor estado de conservación. Para *Hymenophyllum falklandicum* var. *elongatum* se designó como lectotipo al ejemplar SI000069, debido a que es el más abundante.

9- *Hymenophyllum fucoides* (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 99. 1801. *Trichomanes fucoides* Sw., Prodr.: 136. 1788. *Leptocionium fucoides* (Sw.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 27. 1843. *Meringium fucoides* (Sw.) Copel. Philipp. J. Sci. 67: 45. 1938. TIPO: Jamaica, *O. P. Swartz s.n.* (holotipo S-R-2971!; isotipos SBT10580!, P00622116!; probable isotipo B -W 20227!). Figura 25.

Hymenophyllum podocarpon Fée, Cr. Vasc. Brésil: 196, t. 71, fig. 3. 1869. *syn. nov.* TIPO: Brasil, “Habitat in Brasilia fluminensi (Serra dos Orgaos)”, 6/1869, *A. F. M. Glaziou 3350* (no visto).

Rizomas filiformes, rastreros, ramificados, castaño claros, 0,2-0,5 mm diám; pelos del rizoma pardo rojizos, pluricelulares, simples, catenados, de 1-1,2 mm long., algo dispersos; **frondes** distantes, de 8-15 cm; **pecíolos** castaño oscuros, de 2-2,7 cm long., con alas caedizas de margen entero raramente con pelos sobre éstas, muy estrechas desde la base ensanchándose hacia el ápice, con pelos sobre el lado del envés similares a los del rizoma, catenulados, simples, de 4-10 células, de 0,6-1,4 mm long.; **láminas** ovado-lanceoladas o linear-lanceoladas, pinnado-bipinnatífidas, de 6,5-11 x 2,5-5,5 cm, textura membranácea, con pelos escasos sobre el envés del raquis y las costas; **raquis** castaño oscuro, con alas en todo su largo de margen entero a levemente dentado y pelos simples de 0,3-0,8 mm long en el envés; **pinnas** ovado-lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 1,7-2,8 x 0,7-1,1 cm, simpodiales, divididas hacia ambos lados, con el lado acroscópico mas dividido, alternas; **segmentos** oblongos, de 1,2-1,6 mm lat., ápice redondo a trunco o emarginado, margen dentado; **soros** dos a cuatro por pinna, raro uno, subaxilares, del lado acroscópico, sobre las pinnas medias y apicales, en el mismo plano de la lámina, sobre un corto segmento angostamente alado o lobulado, estrangulado antes del indusio; **indusios** elípticos u ovados, no inmersos en la lámina, de base engrosada aguda a obtusa en algunos casos, ápice redondo con dientes irregulares pequeños, glabros, valvas abiertas más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, algo mas grueso en la mitad, cubierto en su totalidad por alrededor de 40 esporangios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Distribuída ampliamente en América Central (México, Guatemala, Bélize, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Antillas Mayores y Menores, Colombia, Venezuela, Trinidad, Guyana, Surinam, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Mickel & Smith, 2004). En Brasil se la halla en Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul,

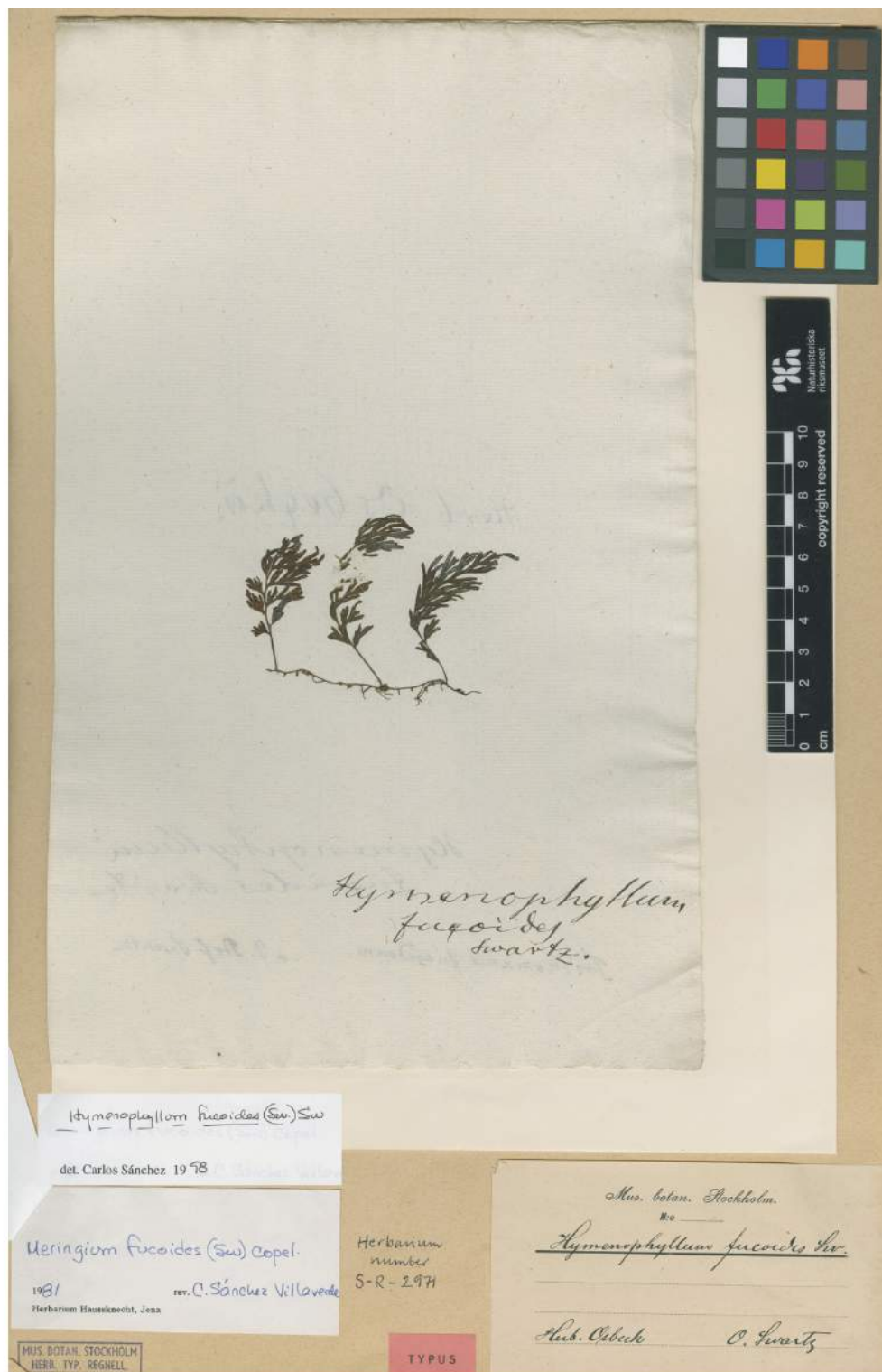


Figura 25. *Hymenophyllum fucoides*. Ejemplar tipo.

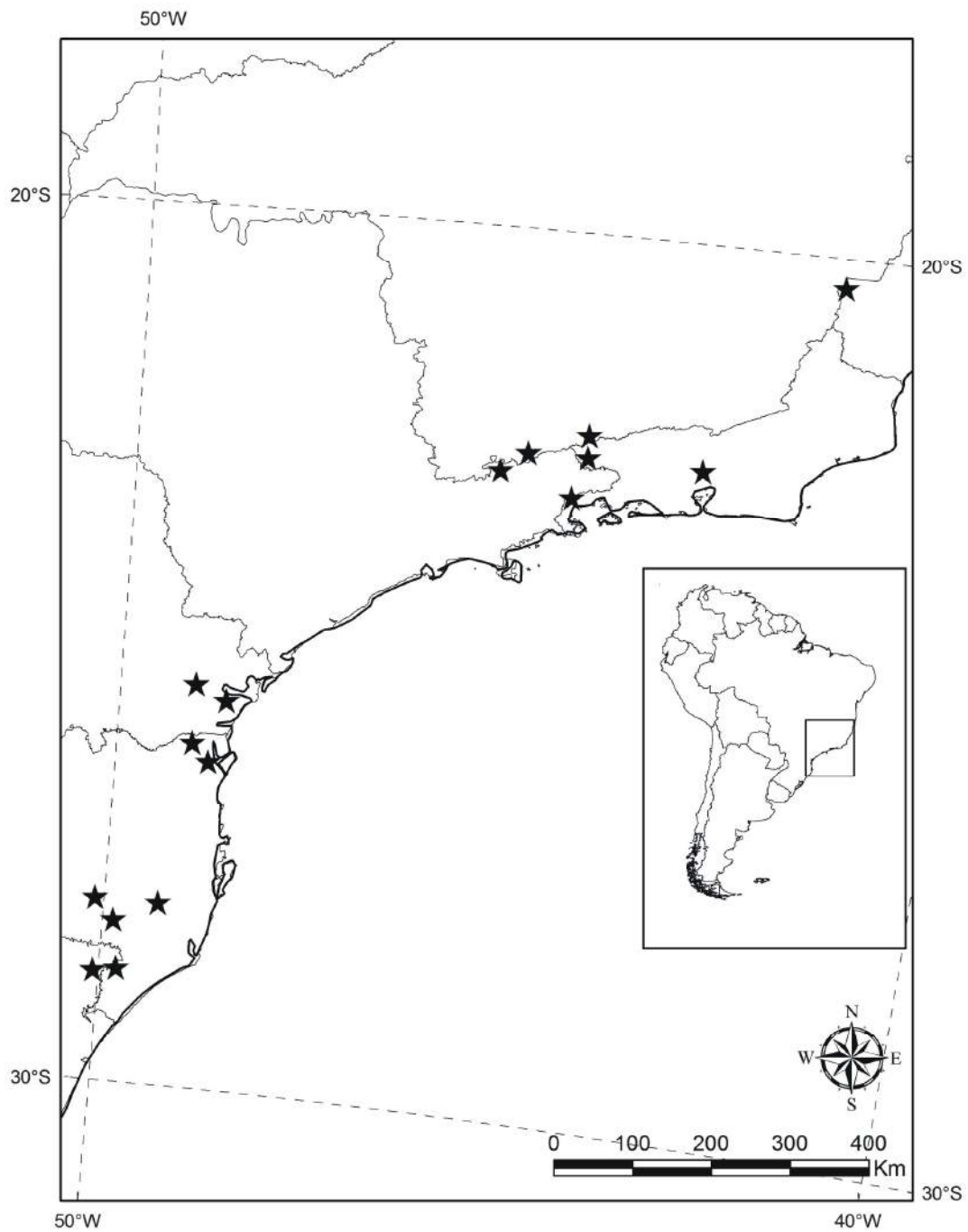


Figura 26. *Hymenophyllum fucoides*. Área de distribución de la especie.

Santa Catarina y São Paulo (fig. 26). Epífita o epipétrica, habita entre los 1200 y los 2300 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Minas Gerais, Bocaína de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, Alto dos Brejos, 16-IX-2004, Condack 274 (RB). Paraná, Guaratuba, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange (Serra da Prata), Floresta Ombrófila Densa, 1400 m, 17-V-2006, Matos 1155 (UPCB 57109). Rio Grande do Sul, Aparados da Serra, Serra da Rocinha, 1000 m, 19-I-1950, Sehnem 4311 (PACA). Rio de Janeiro, Itatiaia, 4-VI-1913, Brade 6435 (ICN). Santa Catarina, Bom Retiro, Campo dos Padres, 1650 m, 17-XI-1956, Smith 7771 (HBR). Joinville, Cubatão, 1169 m, 06-VII-2010, Cadorin 2917 (FURB).

OBSERVACIONES

Especie caracterizada dentro del grupo por su mediano porte, sus indusios ovados sobre un segmento angostamente alado, y por sus pinnas ovado-lanceoladas, con una costa central predominante, y segmentos con dientes bien marcados. Es afín a *H. megachilum*, la cual se diferencia principalmente por un menor tamaño de la fronde, por poseer generalmente un indusio por pinna acroscópico y subaxilar, con pecíolos y raquis escasamente alados. Otras características que pueden mencionarse son sus segmentos con el margen revoluto, y sus pinnas poco divididas, acroscópicamente o hacia ambos lados. Se ha observado material determinado como *H. fucooides*, más pequeño, que aquí consideramos *H. megachilum* debido a los caracteres mencionados anteriormente.

Se incluye a *H. podocarpon* en la sinonimia a pesar de no haber visto el tipo, debido a que la ilustración del trabajo de Fée coincide claramente con las características de la especie.

10- *Hymenophyllum megachilum* C. Presl, Epim. Bot.: 22, lám. 8 B. 1849. TIPO: Brasil, “Serra dos Orgaos Brasiliae”, *G. Gardner 212* (holotipo K000589635!). Figura 27.

Rizomas filiformes, ramificados, pardo rojizos, de 0,3-0,4 mm diám., pelos del rizoma castaño rojizos, simples, paucicelulares, de 0,3-0,5 mm long., casi exclusivamente en las inserciones de las raíces y pecíolos; **frondes** distantes, de 2,7-9 cm long; **pecíolos** castaño oscuros, no alados o solo levemente alados hacia el ápice, de 0,6-1,8(2,7) cm long, con escasos pelos similares a los del rizoma; **láminas** oblongas, lineares a ovado-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, de 2-7 x 0,6-1,5 cm, con pelos esparcidos, de 0,3-0,6 mm long, similares a los del pecíolo, o papilas muy cortas, castaño rojizos, casi exclusivamente sobre el envés de los ejes; **raquis** castaño oscuro, con pelos escasos sobre el envés, angostamente alado en todo su largo, de margen entero o algo eroso;

pinnas de forma romboidal o flabelada, bipinnatífidas, de 0,6-1,1 x 0,3-0,5 cm, asimétricas, divididas hacia ambos lados, las apicales con el lado acroscópico mas desarrollado y dividido; **segmentos** oblongos, de 0,6-1,1 mm lat., ápice redondo, margen con dientes mas o menos marcados, en ocasiones con el margen revoluto; **soros** sobre las pinnas medias y apicales, generalmente 1 por pinna, subaxilares, sobre un segmento angostamente alado o lobulado, corto o en ocasiones mas largo que el indusio, inclinados con respecto al plano de la lámina; **indusios** algo obovados o elípticos, no inmersos en la lámina, de base aguda, engrosada, ápice eroso redondeado, valvas abiertas mas de la mitad; **receptáculos** insertos, engrosados.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Brasil, se encuentra en Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul y Santa Catarina (Windisch, 2013) (fig. 28). Terrestre en lo alto de las sierras (Sehnem, 1971).

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Minas Gerais, Serra do Caparaó, 2100 m, 00-IX-1941, Brade s.n. (ICN 1800). Paraná, Curitiba, Rio Samambaiussú, Campina Grande do Sul, 17-IX-1967, Imaguire 197 (PACA 74797). Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, 1400 m, 29-IX-2007, Pereira 59 (UPCB 67951). Rio de Janeiro, Serra dos Orgaos, 11-VII-1940, Brade 16341 (LP). Rio Grande do Sul, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 1000 m, 14-I-1942, Sehnem 2764 (PACA 4790). São Jose dos Ausentes, Silveiras, Pico Montenegro, 1300-1400 m, 27-IV-1997, Windisch 8735 (SI; ICN 114012). Santa Catarina, Bom Retiro, Campo dos Padres, 1700 m, 16-I-1957, Sehnem 6970 (PACA 74795); São Joaquim, 1359 m, 23-V-2008, Gasper 1791 (FURB 7816); São Joaquim, ad saxa aprica juxta fl. S. Matheus, 00-00-1906, Rosenstock 384 (SI). Urubici, Xaxim, 1407 m, 27-IV-2009, Gasper 2099 (FURB 12201). Bom Retiro, Campo dos Padres, 1650 m, 17-XI-1956, Smith 7771 (HBR).

OBSERVACIONES

Se caracteriza por su fronde pequeña, glabra, con 1 indusio por pinna, pinnas, principalmente las basales, divididas hacia ambos lados, de forma romboidal y con un aspecto simpodial, márgenes del segmento dentado, frecuentemente conduplicados. Esta especie fue incluida en la sinonimia de *H. peltatum*, que se distribuye en el sur de Argentina y Chile, en el este de África, y en Oceanía por Diem & Lichtenstein (1959), sin embargo éste se trata de un taxón diferente porque presenta el raquis alado en toda su longitud, menor división de la lámina, que es 2-pinnatífida; pinnas sólo con lacinias acrocópicas, soros sobre un pedicelo angostamente alado, indusios ovados, y receptáculos filiformes. Es muy afín a *Hymenophyllum tunbrigense* var. *cordobense*, de la cual se diferencia porque ésta es menos robusta, con el raquis no alado en

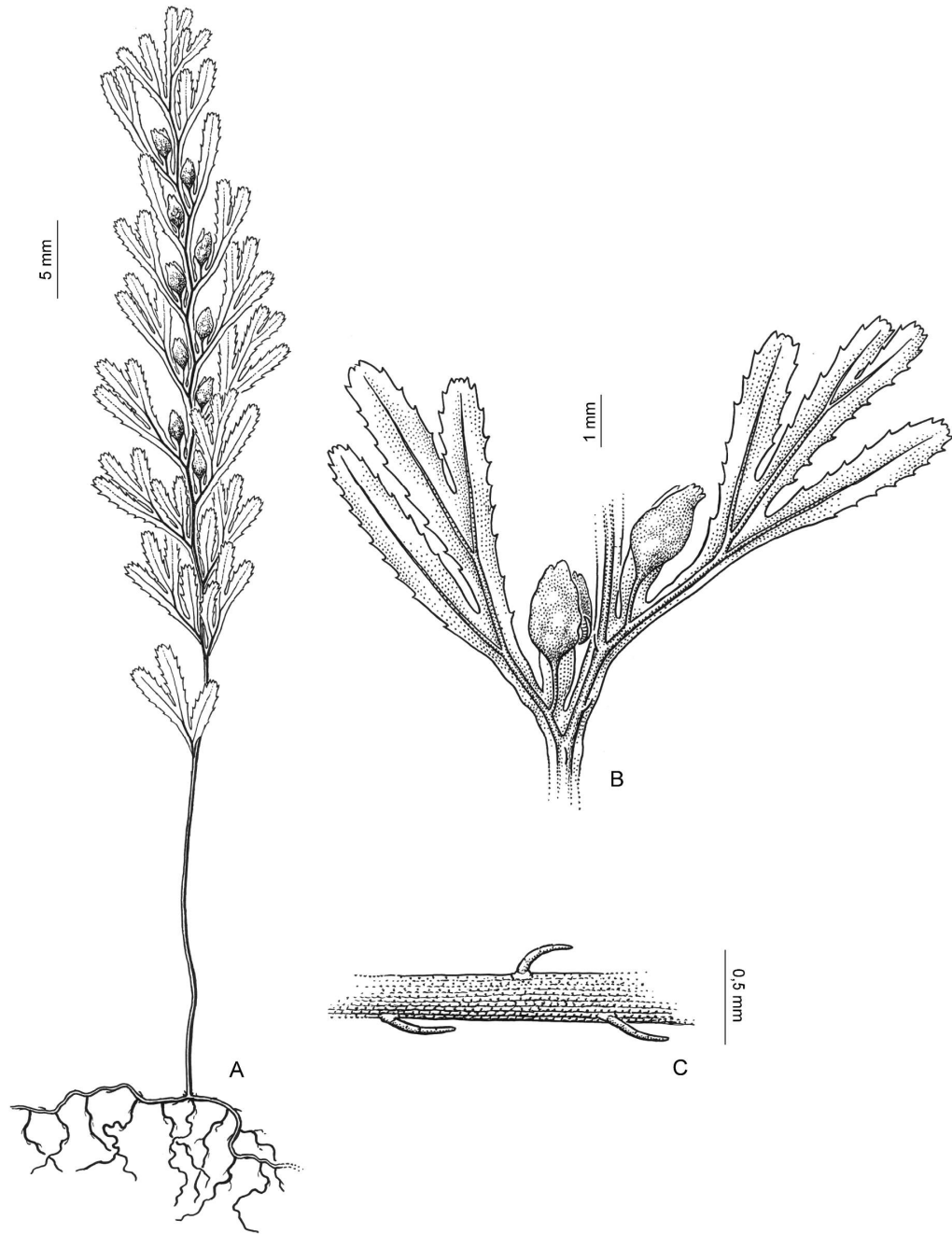


Figura 27. *Hymenophyllum megachilum*. A, aspecto general. B, detalle de pinnas fértiles. C, fragmento del rizoma.

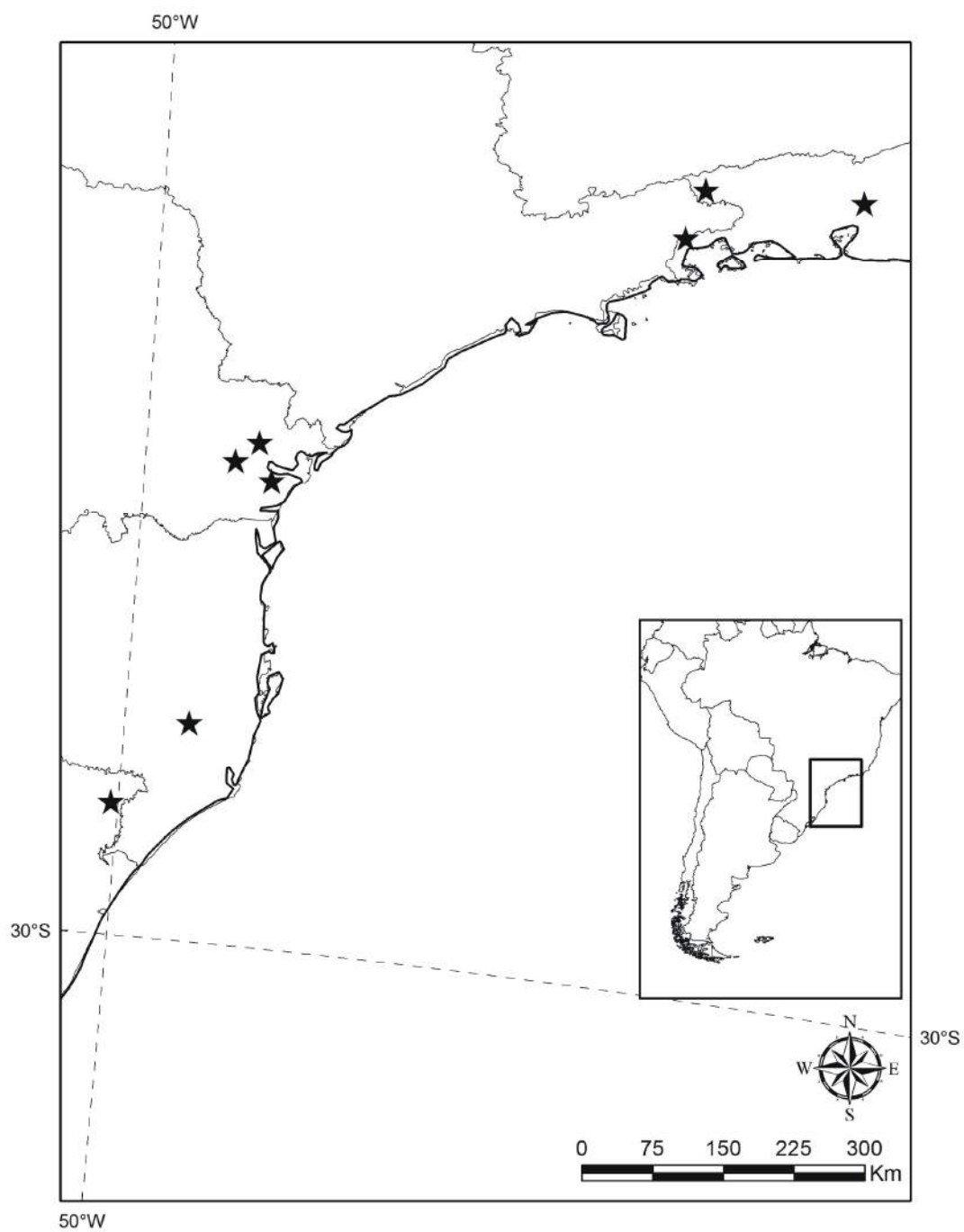


Figura 28. *Hymenophyllum megachilum*. Área de distribución de la especie.

su parte basal, las pinnas generalmente menos divididas, mayormente flabeladas, y los segmentos planos.

11- *Hymenophyllum nahuelhuapiense* Diem & J. S Licht., Darwiniana 11 (4): 722. 1959.

TIPO: Argentina, “Neuquén, Lago Nahuel Huapi, Brazo Rincón, Península Panguinal, a orillas de un arroyo”, 8-VI-1945, *J. Diem 612 (P109)* (lectotipo, aquí designado, SI000088!; isolectotipo BAB00000008!). SINTIPOS: Argentina, “Neuquén, Lago Nahuel Huapi, Brazo Rincón, Península Panguinal, a orillas de un arroyo”, 31-III-1940, *J. Diem 612 (P109)* (sintipos BAB00000009!, BAB00000010!, LIL001943!, US00067549!). 25-IV-1943, *J. Diem 612 (P109)* (sintipo SI000073!). Figura 29.

Rizomas muy delgados, filiformes, rastreros, ramificados, castaño claros, de 0,2-0,3 mm diám.; pelos del rizoma ausentes o muy escasos, en ocasiones sólo en la base del pecíolo, rojizos, uniseriados, cortos, de aprox. 0,25 mm long. formados por 3 o 4 células; **frondes** remotas, de 3-10 (12) cm long.; **pecíolos** parduscos a grisáceos, glabros, teretes, en general levemente más delgados que el rizoma, de 0,15-0,25 mm diám., no alados; **láminas** de contorno elíptico, ovado-lanceoladas hasta lineares, 2-pinnatífidas, de 2,5-5,5 x 0,9-2 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** pardusco-rojizo, glabro, terete, con alas muy angostas en su base que se ensanchan hacia el ápice, de margen entero; **pinnas** flabeladas, pinnatífidas, de 0,5-1,5 x 0,2-1 cm, las basales desarrolladas hacia ambos lados, a veces simpodiales, las apicales sólo con el lado acroscópico desarrollado, el margen entero a dentado en los segmentos; **segmentos** largamente obovados, 3 a 5 por pinna, de 0,9-3,7 mm lat., de ápice redondo a veces emarginado, margen con dientes pequeños formados por 1 a varias células iguales entre sí, glabros; **soros** en general 1 por pinna, raramente 2-3, siempre del lado acroscópico, subaxilares, sobre las pinnas medias a subapicales, con la base arqueada, perpendiculares al plano de la lámina, sobre un corto pedicelo angostamente alado, arqueado en su extremo junto con la base del involucre; **indusios** suborbiculares, sobre una base ensanchada, no inmersos en la lámina, ápice redondo, margen entero o raramente irregular, glabro, valvas abiertas a la madurez, hasta prácticamente la base; **receptáculo** inserto, algo engrosado en la mitad, elipsoide.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica, en la Argentina ha sido hallada en el Parque Nacional Nahuel Huapi, en la provincia de Neuquén, y en el Parque Nacional Los Alerces en la provincia de Chubut. En Chile sólo se conoce un ejemplar recolectado en Peulla, en la región de Los Lagos, por lo tanto su presencia en este país debe ser confirmada (fig. 30). Vive sobre piedras húmedas o sobre el sustrato del sotobosque, en barrancas y cerca de arroyos o vertientes, formando pequeñas colonias.

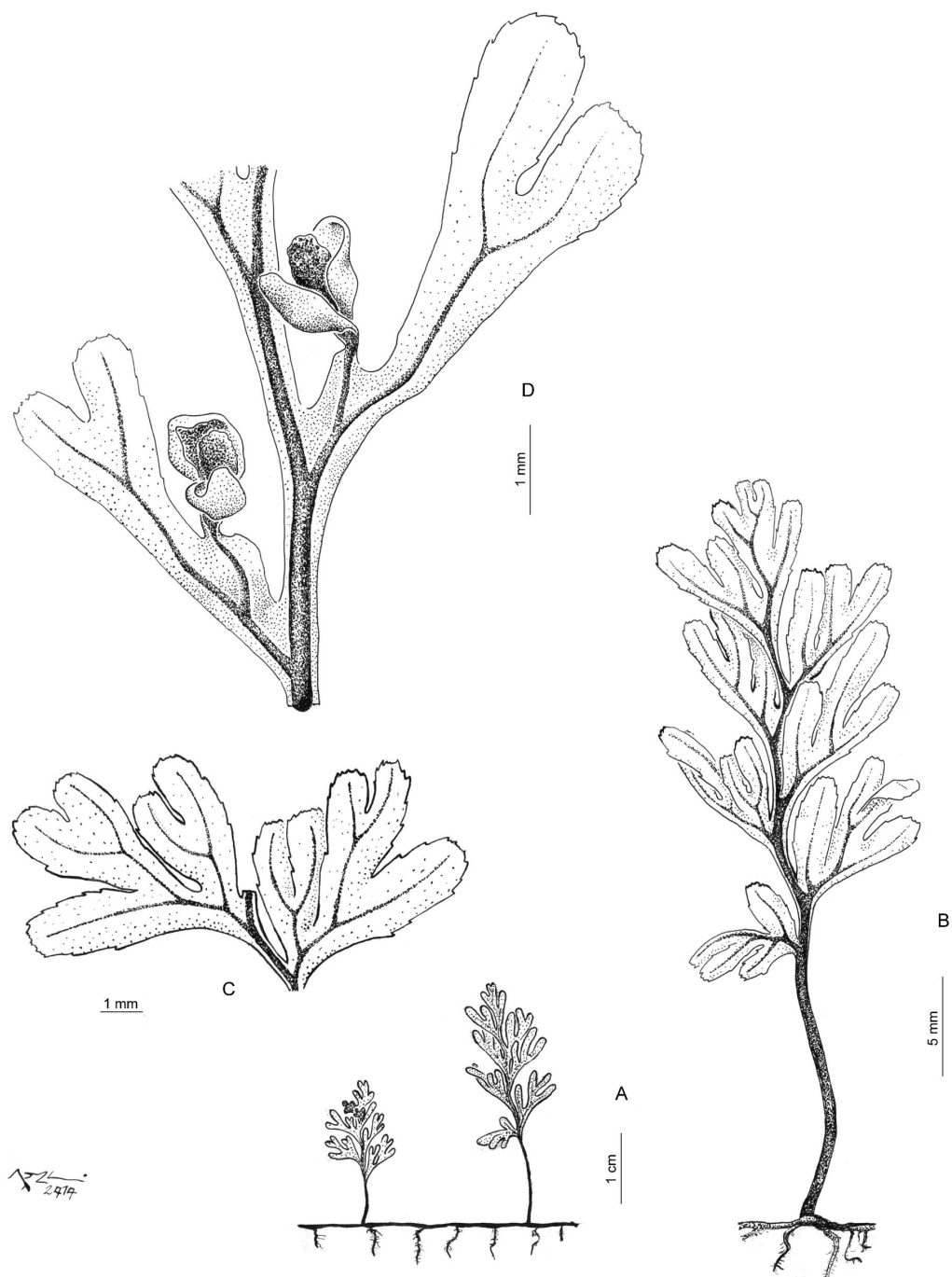


Figura 29. *Hymenophyllum nahuelhuapiense*. A, B, aspecto general. C, vista de las pinnas basales. D, detalle de pinnas fértiles e indusios.

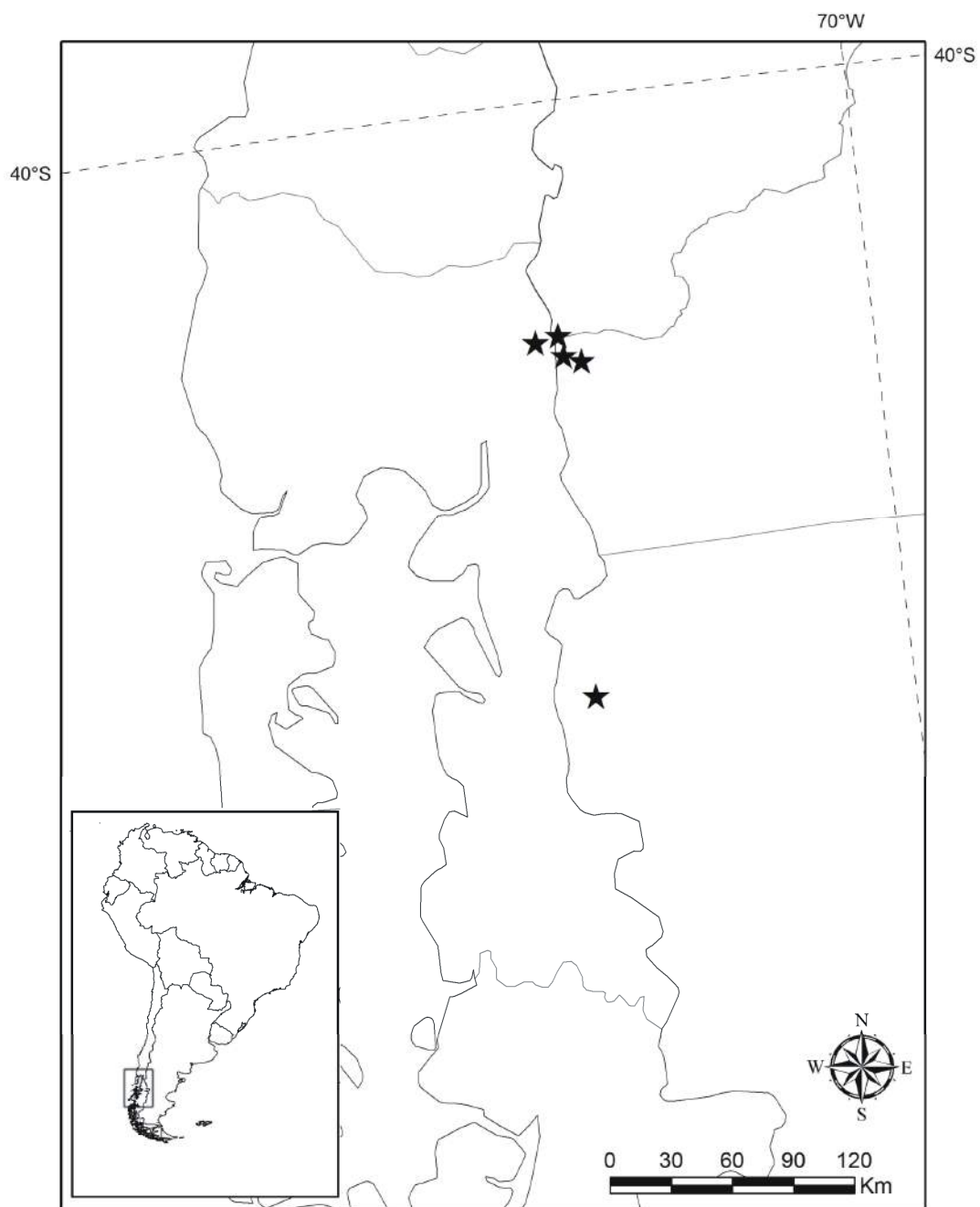


Figura 30. *Hymenophyllum nahuelhuapiense*. Área de distribución de la especie.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, entre río Cisne y Lago Menéndez, 12-V-1966, Eskuche 1624a (SI). Neuquén, Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Panguinal, costa S, 25-IV-1943, Diem 612 (SI 60825); Lago Nahuel Huapi, Brazo Tristeza, 09-I-1947, Diem 992 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, vertiente detrás de la Estación Biológica, 24-II-2011, Larsen 186 (SI); Camino al ventisquero Frías, 900 m, 31-X-1947, Diem 1100 (SI); Laguna Frías, 28-IV-1942, Diem 581 (BAB); Puerto Blest, 04-VII-1941, Diem 556 (BAB). CHILE, región de Los Lagos, Llanquihue, Peulla, 400 m, 27-X-1947, Diem 1079 (SI).

OBSERVACIONES

Hymenophyllum nahuelhuapiense es cercano a *H. falklandicum* (ver observaciones bajo esta especie), y también a *H. peltatum*, especie que se diferencia por sus frondes más robustas, de color verde intenso, con todas las pinnas desarrolladas hacia el lado acroscópico, y con 1 a 4 indusios por pinna. Varios ejemplares que figuran como tipo de *H. nahuelhuapiense* en BAB, LIL, SI, US, fueron recolectados en fechas diferentes, aunque todos ellos poseen la misma numeración, *J. Diem 612 (P109)*, designándose como lectotipo al material depositado en SI que contiene mayor información original de los autores.

12- *Hymenophyllum pectinatum* Cav., Descr. Pl.: 275. 1802. TIPO: Chile, “Isla de San Carlos de Chiloé”, 1801, *L. Née s.n.* (holotipo MA475845!; isotipo MPU017994!). Figura 31.

Rizomas filiformes, ramificados, pardo claros, de aprox. 0,7 mm de diám.; pelos del rizoma vellosos, translúcidos, pluricelulares, delgados, simples, de aprox. 1,5 mm long., ausentes a la madurez; **frondes** distantes, de 5-20 cm long.; **pecíolos** pardo claros, de 2,5-10 cm long., glabros, teretes, de aprox. 0,4 mm de diám., no alados; **láminas** ovado-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, de 3-12 x 1,5-4 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** castaño oscuro, terete, no alado, con largos pelos paucicelulares blancuzcos sobre el lado del envés, de aprox. 1,4 mm long., adpresos en su base, de aspecto lanoso a reflexo en el ápice, y continuándose sobre la base de las nervaduras de las pinnas; **pinnas** sublabeladas a falcadas, pinnatífidas a 2-pinnatífidas, solo el lado acroscópico desarrollado, de 1,5-2,5 x 0,5-0,7 cm, alternas, imbricadas o no, con papilas cortas sobre las nervaduras, parduscas, sobre ambos lados, dispuestas espaciadamente; **segmentos** lineares u oblongos, 5 a 8 por pinna, hasta de 1,5 mm lat., de ápice redondeado, margen espaciadamente aserrado; **soros** en todas las pinnas, en el mismo plano de la lámina, sobre segmentos simples o bifurcados, más angostos o del mismo ancho que los indusios; **indusios** ovados a lanceolados, inmersos menos de la mitad en la lámina, de base

obtusa, ápice agudo a obtuso, margen entero, abierto más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de la Argentina y Chile. En la Argentina se halla en las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz. En Chile se halla desde la provincia de Malleco hasta la de Magallanes, incluido el archipiélago Juan Fernández (Rodríguez, 1995) (fig. 32). Es una especie común, muy abundante, con un amplio rango de distribución y hallada bajo diversas condiciones de incidencia lumínica y humedad. A menudo se la encuentra solitaria, sobre rocas o en barrancas, con sus rizomas transcurriendo entre la hojarasca en descomposición y la tierra. También se la puede hallar epífita en el bosque, con sus frondes distanciadas sobre los troncos, asociada a musgos y a especies del género como *H. dentatum*, también muy abundante, o más raras como *H. dicranotrichum* y *H. cuneatum*.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO.

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, en el alerzal, extremo oeste del brazo sud del Lago Menéndez, 11-X-1953, Burkart 19098 (SI); Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 565 m, 30-X-2008, Biganzoli 1835 (SI); Parque Nacional Los Alerces: riva oriental del Lago Situación, 08-I-1974, Pichi-Sermolli 7411 (SI). Neuquén, Lácar, Huahum, 30-III-1952, Diem 2112 (BAB). Los Lagos, Cascada Santa Ana, 1155 m, 27-I-2010, Morero 310 (CORD; SI; CTES); Brazo Rincón, Península Panguinal, cerca del camping, cruzando el río Totoral, orilla del lago, 21-II-2011, Larsen 165 (SI); Península Panguinal, Brazo Última Esperanza, 09-XI-1941, Diem 590 (BAB; SI); Península Quetrihué, 850 m, 29-VII-1951, Diem 1928 (BAB; LIL); Correntoso, bosque entre los Lagos Nahuel Huapi y Correntoso, 05-II-1934, Burkart 6324 (SI); Lago Nahuel Huapi, Pto. Blest, camino a la Cascada de Los Cántaros, a orillas del sendero, 19-III-2008, Morero 252 (CORD); Puerto Blest, cascada de Los Cántaros, 23-II-2011, Larsen 179 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, 00-IV-1990, Conticello 964 (BAB); Lago Nahuel Huapi, Brazo Tristeza, Arroyo Lluvucó, 780 m, 04-V-1952, Diem 2145 (SI). Santa Cruz, I-1919, Presa 21 (BA). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Más Afuera, parte superior de Quebrada Varadero, 950 m, 2002, Stuessy 9571 (CONC). Región de Los Ríos, Valdivia, Parque Oncol, Sendero Oncol, 516 m, 22-XI-2006, Morrone 5611 (SI); Corral, Quitaluto, 450 m, 28-VIII-1930, Gunckel 1793 (LIL); Niebla, 10-II-1956, Garaventa 5542 (SI). Región de Los Lagos, Chiloé, PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 283 (SI); Ins. Chiloé, Castro-Piriquina, 200 m, 00-III-1924, Werdermann 307 (LIL; SI). Llanquihue, Quillagua, Maullín, 00-VII-1947, Hernández s.n. (Diem 1040) (BAB; SI); Peulla, 300 m, 27-X-1947, Diem 1076 (SI); Puerto Varas, en el bosque sobre troncos, 27-I-1909, Hicken 9 (SI 16592); Valle Cayutué (Lago Esmeralda), 00-I-1912, Wolffhügel s.n. (SI 19954); Cayutué, Lago Todos Los Santos, 01-III-1926, Herborn s.n. (SI

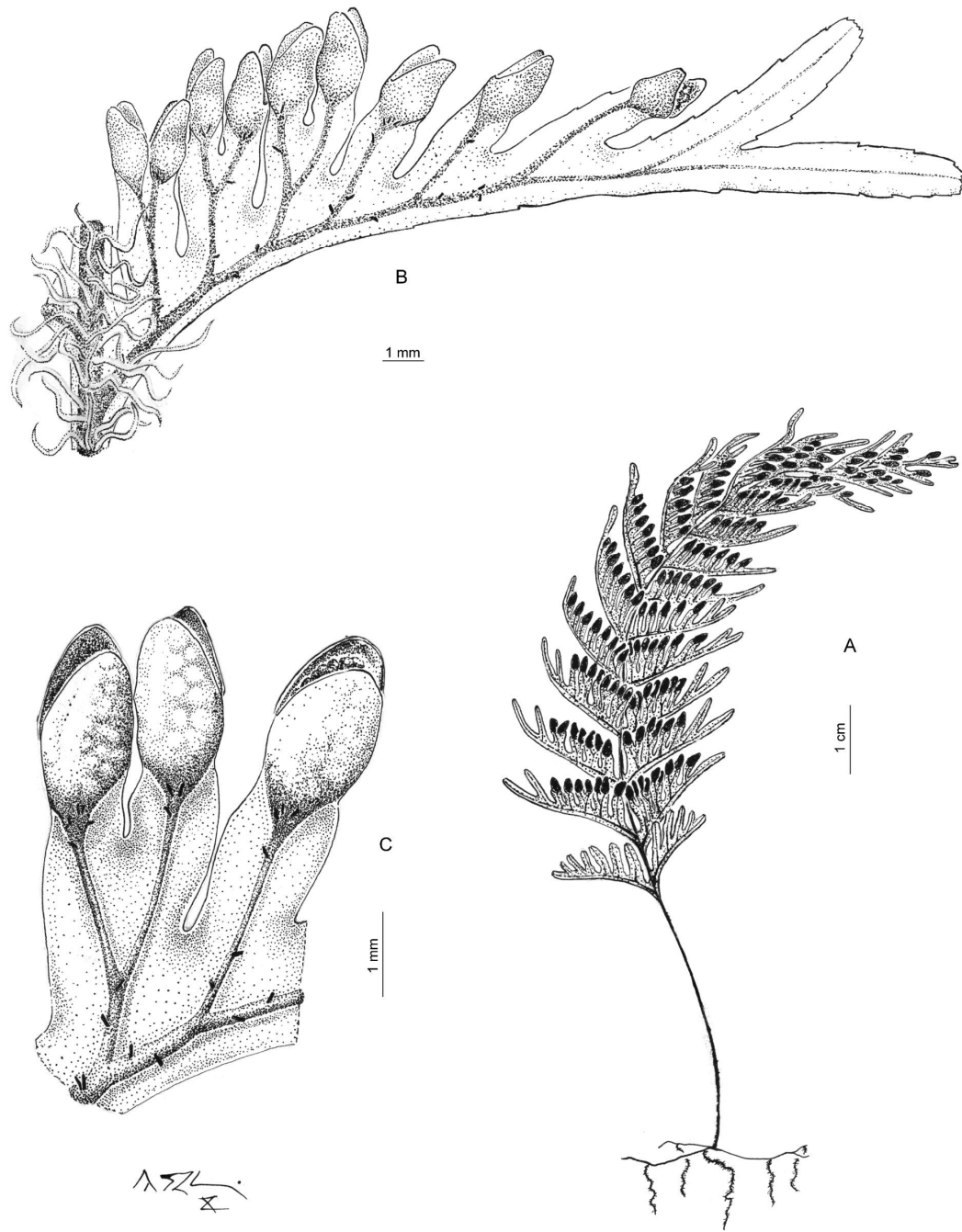


Figura 31. *Hymenophyllum pectinatum*. A, aspecto general. B, vista de una pinna fértil, en donde se pueden observar los pelos en el envés del raquis. C, detalle de los indusios.

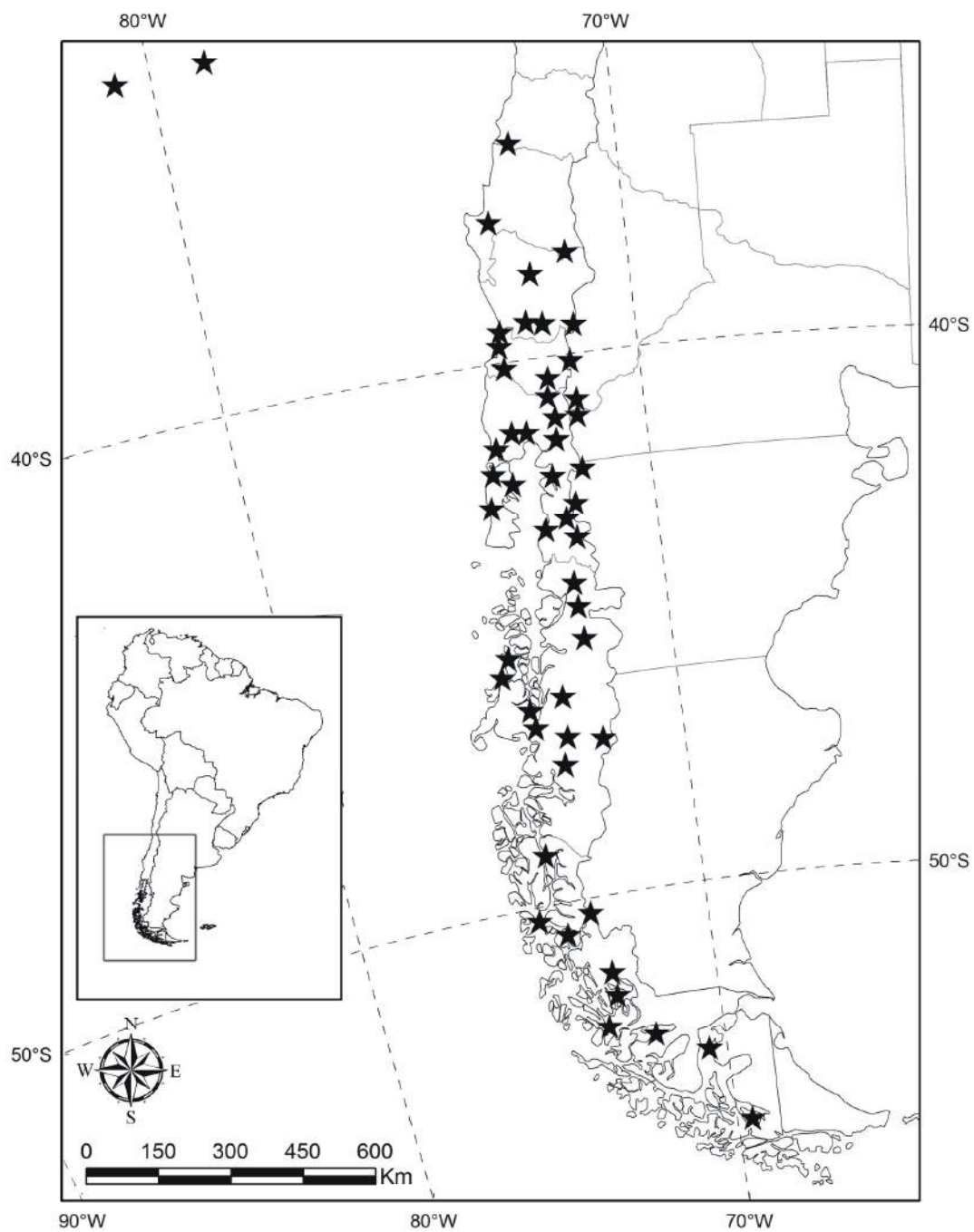


Figura 32. *Hymenophyllum pectinatum*. Área de distribución de la especie.

15967); Volcán Calbuco, 08-II-1937, Barros 199 (SI). Osorno, Aguas Calientes, 26-I-1991, Debandi 10 (LP). Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2207 (SI); Corcovado, sin colector s.n. (SI 15965). Región de Aisén, Aisén, Ruta 7 entre Puyuhuapi y Puerto Aisén, 235 m, 27-XI-2009, Biganzoli 2237 (SI); Isla Clemente, Canal Millabú, 22-VII-1970, Parra 89 (BAB); Lag. San Rafael, 31-XII-1952, Neumeyer s.n. (Diem 2255) (BAB); Istmo de Ofqui, San Rafael, 19-I-1921, Hicken 43 (SI 16591); Istmo de Ofqui, Punta Leopardo, 13-I-1921, Hicken 74 (SI 16593). Región de Magallanes, Isla Drummond Hay, Puerto Molyneux, 11-XII-1977, Roig 159 (TBPA 2667) (BAB); Última Esperanza, Península Roca, seno Resi, 175 m, 21-I-1978, Pisano 2790 (TBPA 2790) (LP); Seno Última Esperanza, Puerto Toro, Costa E. del Río Serrano, 22-I-1977, Moore s.n. (TBPA 1888) (LP); Skyring water, 01-III-1917, Bonarelli 27 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie se caracteriza por tener pinnas desarrolladas acroscópicamente, pectinadas, los segmentos paralelos entre sí, y en el extremo 1(2) segmento elongado. Las frondes son medianas a grandes y los ejemplares jóvenes o estériles se distinguen por presentar pelos blancuzcos sobre el envés del raquis. *Hymenophyllum pectinatum* es cercana a *H. quettrihuense*, la cual se diferencia por su menor tamaño, por la presencia de escasos pelos parduscos en el pecíolo y raquis, y por la disposición de los indusios, aislados o en bajo número por pinna, sobre segmentos en ocasiones bifurcados y subparalelos. Estas dos especies junto con *H. umbratile* fueron agrupadas en la sección *Eupectinum* por Diem & Lichtenstein (1959), basándose en la división acroscópica de sus pinnas.

13- *Hymenophyllum peltatum* (Poir.) Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 333. 1827. *Trichomanes peltatum* Poir., en Lam. Encycl. Bot. 8: 76. 1808. *Hymenophyllum unilaterale* Bory ex Willd., Sp. Pl. 5: 521. 1810. nom. illeg. TIPO: Islas Mascarenas, Isla Reunion, “Bourbon”, *J. B. Bory de St-Vincent 117* (holotipo P00477834!; isotipo B -W 20225!). Figura 33.

Hymenophyllum meyeri C. Presl, Hymenophyllaceae: 50. 1843. TIPO: Sudáfrica, “Capite bonae spei (Cabo Buena Esperanza)”, *J. F. Drège s.n.* (holotipo PR, foto SI!).

Hymenophyllum menziesii C. Presl, Hymenophyllaceae: 51. 1843. TIPO: Argentina, “Habitat in Staatenland”, 1787, *A. Menzies s.n.* (holotipo no localizado; isotipos E, foto SI!, OXF, foto SI!).

Hymenophyllum mettenii Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5(3): 171. 1863. TIPO: Chile, “Valdivia”, *R. A. Philippi 415* (lectotipo, aquí designado, K0000589694!). SINTIPO: “Chile”, *C. Gay s.n.* (no localizado).

Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv. var. *elegans* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 704. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué”, 14-VIII-1942, *J. Diem* 380 (holotipo SI!; isotipos LIL001944!, US00067693!, GH21379!).

Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv. var. *elongatum* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 704. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué, en bosque de *Nothofagus dombeyi*”, 30-VII-1946, *J. Diem* 981 (holotipo, SI!; isotipos LIL001945!, US00067692!).

Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv. var. *imbricatum* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 706. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué, bosque de Arrayanes”, 12-III-1940, *J. Diem* P119 (lectotipo, aquí designado, SI000078!; isolectotipos, SI000077!, BAB00000013!, US00067691, GH21379!).

Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv. var. *patagonicum* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 707. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué, orilla de la Laguna Patahua”, 9-VIII-1942, *J. Diem* 376 (P107) (lectotipo, aquí designado, SI000080!; isolectotipos GH, no visto, US00067694!). SINTIPOS: Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué, orilla del Lago Patahua”, 28-VII-1941, *J. Diem* 376 (P107) (LIL001947!). Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué, orilla del Lago Patahua”, 1-X-1939, *J. Diem* 376 (P107) (BAB00000017!, BAB00000018!).

Hymenophyllum peltatum (Poir.) Desv. var. *minor* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 707. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén: Dpto. Los Lagos, Lago Nahuel Huapi, Península Quetrihué, costa oeste, 800 m s.m.”, 28-VII-1940, *J. Diem* 579 (holotipo SI000079!; isotipo BAB00000015!).

Rizomas filiformes, rastreros, ramificados, parduscos claros, de 0,2-0,35 mm de diám.; pelos del rizoma traslúcidos, rojizos, de 2-4 células, de 0,2-0,8 mm long., escasos, más densos en la base del pecíolo; **frondes** remotas, de 2-11(16) cm alt., péndulas; **pecíolos** castaño oscuros, teretes, de 0,2-0,3 mm de diám., con pelos simples, similares a los del rizoma, de 2-3 células, muy esparcidos, de aprox. 0,4 mm long., con angostas alas caedizas desde la base, de margen entero; **láminas** elípticas, oblongas a ovado-lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 1,6-9 x 0,9-2,4 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** oscuro, casi negro alado en toda su longitud, en ocasiones no alado, o sólo alado en el ápice; **pinnas** flabeladas, con el lado acroscópico desarrollado, rectas o arqueadas, pinnatífidas, de 0,5-1,3 x 0,2-0,6 cm, asimétricas, imbricadas o no; **segmentos** oblongos, de 0,7-1,3 mm lat., de ápice redondeado o truncado, margen con dientes notables, de 3 o más células, glabros, con 1 o 2 células entre el extremo de las venillas y el margen del segmento; **soros** 1-4 por pinna, sobre el lado acroscópico, proximales al raquis,

principalmente en las pinnas medias y apicales, en un plano perpendicular al plano de la lámina, sobre un pedicelo relativamente corto hasta del largo del indusio y angostamente alado; **indusios** ovados u obovados, no inmersos en la lámina, de base obtusa, ápice agudo, margen entero, abierto más de la mitad, siendo frecuente encontrarlos en su madurez con las valvas abiertas; **receptáculo** filiforme, angosto, aguzado en el extremo, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie de Sudamérica austral-templada, se encuentra también en África y Oceanía. En la Argentina fue recolectada en los márgenes del Lago Nahuel Huapi, en las provincias de Neuquén y Río Negro y también en la provincia de Santa Cruz. En Chile se halla desde la región del Maule, hasta la región de Magallanes; asimismo existe una población aislada en la región de Coquimbo, en el Parque Nacional Fray Jorge (30° 40') (fig. 34). Epífita sobre diversas especies de árboles de los bosques húmedos, raramente terrestre o epipétrico, a menudo mezclado con musgos, formando matas densas, o con otras especies del género, como *H. caespitosum* o *H. tortuosum*.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Neuquén, Los Lagos, Quetrihué, cerca del Mallín chico, 21-IV-1940, Diem 578 (SI); Península Quetrihué, Costa Oeste, Arroyo Canaleta, 14-VIII-1942, Diem 380 (SI); Península Quetrihué, Potrero Los Radales, 22-V-1943, Diem 642 (SI); Lago Nahuel Huapi, Brazo Rincón, Península Panguinal, 13-VII-1941, Diem 1887 (SI; BAB); Lago Nahuel Huapi, Machete, desagüe Laguna Gallardo, 10-VII-1949, Diem 1187 (SI); Camino del Rincón al paso Puyehué, 24-IV-1943, Diem 607 (SI); Península Panguinal, 31-III-1940, Diem 102p (SI); Isla Victoria, en el bosque de los Arrayanes, 17-V-1942, Diem 557 (SI); Lago Nahuel Huapi, Brazo Última Esperanza, 780 m, 04-VII-1943, Diem 733 (SI; BAB). Río Negro, Bariloche, Brazo Tristeza, 09-I-1947, Diem 993 (SI); Puerto Blest, 27-IV-1942, Diem 554 (SI); Puerto Blest, camino al Puerto Alegre (Laguna Frías), 800 m, 23-X-1947, Diem 1058a (SI); Laguna Frías, camino al Hotel, 28-IV-1942, Diem 553 (SI); Laguna Frías, camino entre hotel y aduana, 30-X-1947, Diem 1096 (SI); Sendero entre Puerto Frías y Paso de las Nubes, 24-II-2011, Larsen 184 (SI). Santa Cruz, Lago Argentino, Puerto Ferrari, Lago Argentino, 05-III-1914, Hicken s.n. (SI 16543); Lago Argentino, Brazo Onelli: camino al lago Onelli, 250 m, 24-II-1943, Vervoorst 4526 (LIL). CHILE, región de Coquimbo, Limarí, Fray Jorge, 00-IX-1904, Reiche s.n. (SI 16522); Bosque de Talinay, 08-II-1948, Jiles 579 (SI; LIL). Región de Los Ríos, Ranco, Ruta T-55 a Lago Ranco, camino de ripio hacia antiguo volcán Carrán, 221 m, 20-II-2012, Larsen 231 (SI). Región de Los Lagos, Llanquihue, Bosque límite con vegas altoandinas bajando el volcán Osorno, 1056 m, 23-II-2012, Larsen 259 (SI); PN Alerce Andino, sendero hacia el Alerzal milenario, 147 m, 25-II-2012, Larsen 277 (SI); Casa Pangué, camino al Paso Pérez Rosales, ca. 650 m, 21-X-1947, Diem 1052b (SI; BAB); Peulla, Laguna El Encanto, 200 m, 29-

X-1947, Diem 1093 (SI; BAB). Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2206 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, Punta Leopardo, 12-I-1921, Hicken s.n. (SI 20023); San Rafael, playita, 00-II-1921, Hicken 85bis (SI); Ruta 7 entre Puyuhuapi y Puerto Aysén, Parque Nacional Queulat, desvío al Ventisquero Colgante, 26-XI-2009, Biganzoli 2229 (SI); Ruta 7 entre Puyuhuapi y Puerto Aisén, Parque Nacional Queulat, sendero Bosque Encantado, 495 m, 27-XI-2009, Biganzoli 2236 (SI); Ruta 7 de Puerto Aysén a Coihaique, puente de Las Pizarras frente a quebrada Las Pizarras, 100 m, 28-XI-2009, Biganzoli 2247 (SI). Coihaique, Ruta 7 entre Villa Cerro Castillo y Puerto Tranquilo, 570 m, 28-XI-2009, Biganzoli 2252 (SI); Ruta de Puerto Tranquilo al Ventisquero Río Exploradores, km 24, 320 m, 29-XI-2009, Biganzoli 2255 (SI). Región de Magallanes, Magallanes, Isla Piazzzi, Caleta Ocasión, Abra Leackey's Reatreat, 150 m, 16-I-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1019) (BAB).

OBSERVACIONES

Hymenophyllum peltatum es una especie muy variable, y en ocasiones resulta difícil establecer los límites entre ésta e *H. falklandicum* o *H. secundum*. De la primera se diferencia porque *H. falklandicum* es de menor tamaño, posee una fronde más frágil, delicada, y sobre todo más angosta y linear, con las pinnas divididas en 2-3 segmentos y, en general, 1 soro por pinna, con indusio globoso, cuyas valvas que permanecen cerradas a la madurez.

Hymenophyllum secundum difiere de *H. peltatum* por sus pinnas divididas en más de 4 segmentos angostos, con ejes arqueado-reflexos y últimos segmentos divididos una vez o más, que en conjunto le dan a la planta un aspecto más robusto e intrincado; asimismo los segmentos son oblongos, pero más delgados que *H. peltatum* y se angostan hacia el ápice. Los soros, de forma romboidal a angostamente elíptica, sobre un segmento arqueado, angostamente alado o sólo alado en su parte más basal, se pueden observar frecuentemente en número de 4 o más por pinna, y en ocasiones solitarios sobre un segmento y subaxilares a la costa (véase fig. 39 B y C). Otros caracteres que diferencian *H. secundum* de *H. peltatum* son los dientes del margen de los segmentos, más separados y notables.

Respecto a *Hymenophyllum megachilum*, que fue incluida en la sinonimia de *H. peltatum* por Diem & Lichtenstein (1959), en esta revisión se aclara que se trata de un taxón que crece en Brasil, que se diferencia porque presenta el raquis no alado o alado solo en el ápice, mayor división de la lámina, que es 3-4-pinnatífida; pinnas con ramificación simpodial con segmentos hacia ambos lados; soros con pedicelo alado; involucros de forma elíptica, abiertos hasta la base y receptáculo engrosado.

Entre los sinónimos se designó como lectotipo de *H. mettenii*, al ejemplar *Philippi 415* depositado en Kew, porque de los sintipos disponibles concuerda con la diagnosis y los caracteres de la especie.

Los tipos de las variedades de *H. peltatum* poseen a menudo más de una fecha de

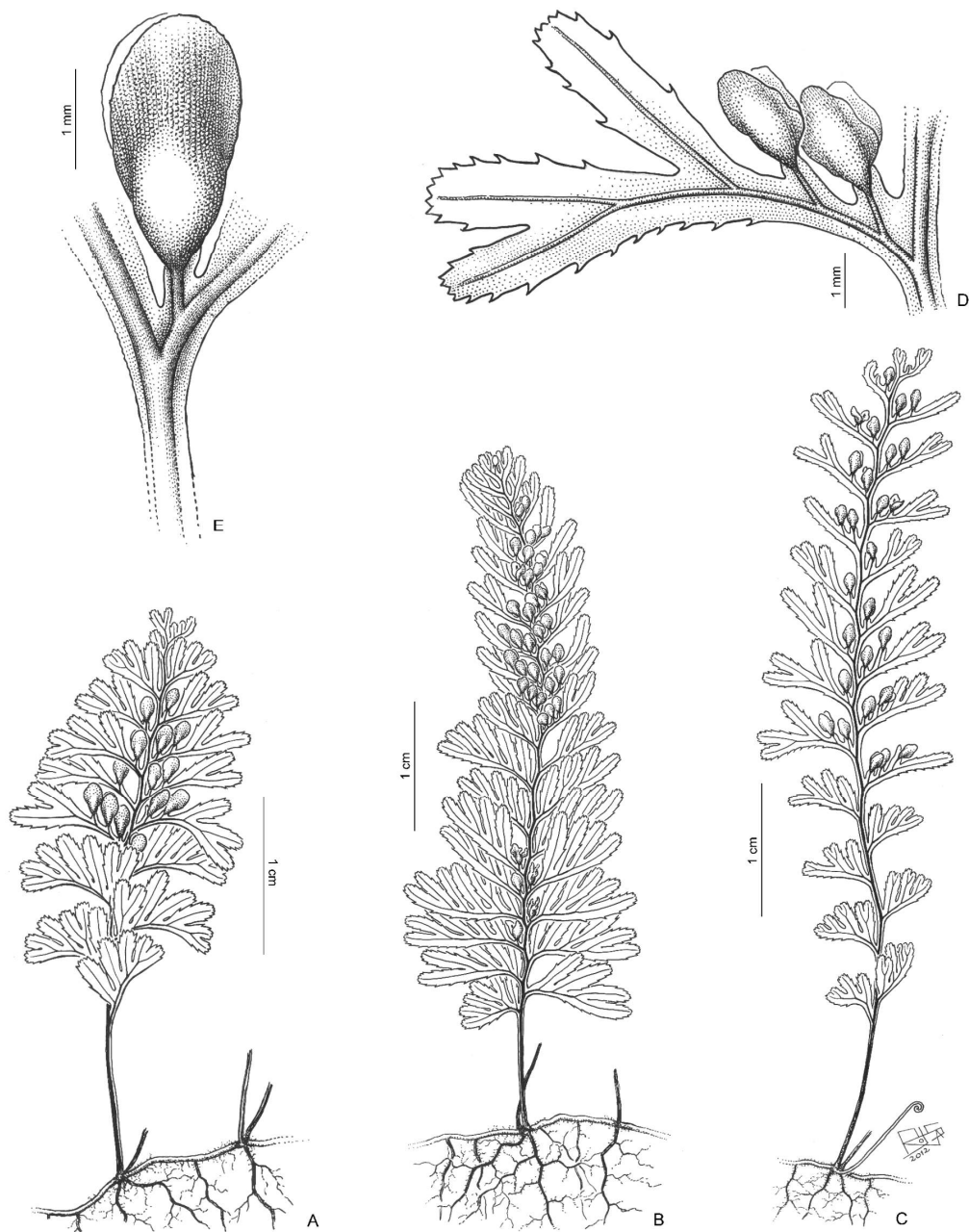


Figura 33. *Hymenophyllum peltatum*. A-C, aspecto general. D, detalle de una pinna fértil. E, detalle de un indusio.

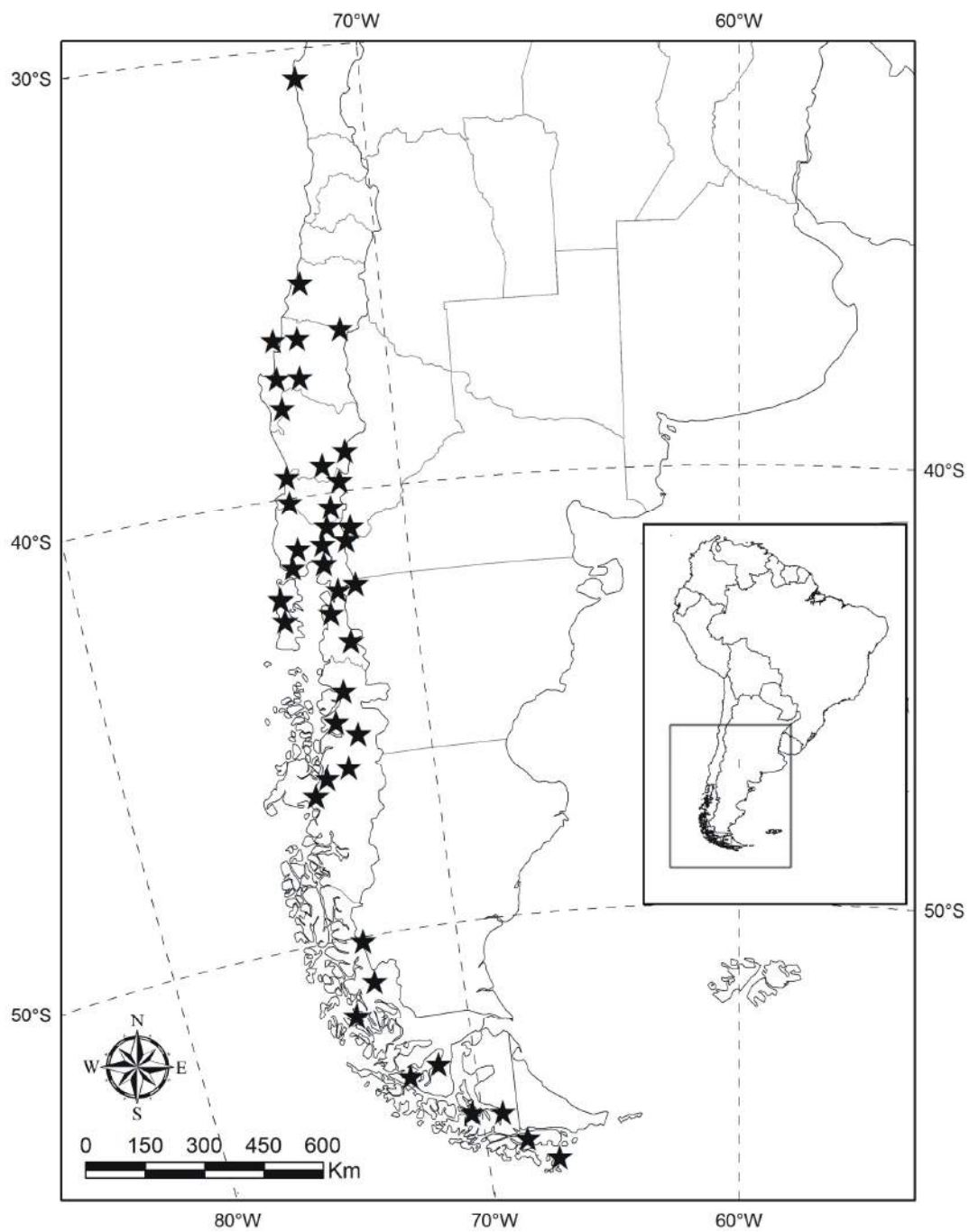


Figura 34. *Hymenophyllum peltatum*. Área de distribución de la especie.

recolección para un mismo número de colector por lo cual constituyen sintipos. Además algunas cartulinas presentan dos fechas de recolección, en estos se decidió tomar la fecha más antigua como fecha de colecta de la totalidad del ejemplar depositado en dicha cartulina.

Para la var. *imbricatum* se designó como lectotipo al ejemplar con una única fecha de recolección depositado en SI (código de barras SI000078) lugar de trabajo de J. Lichtenstein, coautora de la variedad. Para la var. *patagonicum* se designó el ejemplar SI000080 por las mismas razones que en el caso anterior.

Se excluye a *H. wilsonii* Hook. e *H. tunbrigense* var. *wilsonii* (Hook.) Hook., de la sinonimia de *H. peltatum*, criterio previamente adoptado por Diem & Lichtenstein (1959), dado que este taxón sería un sinónimo de *H. tunbrigense*.

14- *Hymenophyllum quetrihuense* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 661, fig. 8. 1959.

TIPO: Argentina, Neuquén, Parque Nacional Arrayanes, Península Quetrihué, barranca Este del Laguna Hua Huan, 830 m, 14-IV-1943, *J. Diem 603* (holotipo BAB00000020!; isotipos, SI000081!, LIL001948!, US00067696!). Figura 35.

Hymenophyllum quetrihuense f. *nana* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11(4): 663, fig. 8 px'.

1959. TIPO: Argentina, Neuquén, Parque Nacional Arrayanes, Península Quetrihué, barranca Este del Laguna Hua Huan, 830 m, 14-IV-1943, *J. Diem 603a* (holotipo SI000082!).

Rizomas filiformes, ramificados, parduscos, de aprox. 0,4 mm de diám.; pelos del rizoma castaño claros a translúcidos, simples, paucicelulares, de aprox. 0,5 mm, adpresos en su base y separándose hacia el ápice, dispersos, más densos en la base del pecíolo; **frondes** distantes, de 3-10 cm long.; **pecíolos** castaño oscuros, de 1-4 cm long., teretes, de aprox. 0,25 mm lat., alados, con escasos pelos similares a los del rizoma; **lámina** ovado-lanceolada, 2-pinnatífida, de 2-6 x 1-2 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** castaño oscuro, con pelos dispersos, parduscos, de aprox. 0,4 mm long., similares a los del rizoma, alado desde el primer par de pinnas, ensanchándose hacia el ápice, de margen entero; **pinnas** flabeladas, las basales más divididas, en ocasiones hacia ambos lados, las medias y apicales hasta 2-pinnatífidas con segmentos solo hacia el lado acroscópico, de 0,5-1 x 0,3-0,6 cm, las basales subopuestas volviéndose alternas hacia el ápice, con papilas bulbosas parduscas sobre los ejes, en el envés; **segmentos** oblongos, 4-5 por pinna, ca. 1 mm lat., de ápice redondo a obtuso, margen espaciadamente aserrado, con dientes notables de aprox. 0,15 mm; **soros** sobre las pinnas medias y apicales, en el mismo plano de la lámina, sobre segmentos más o menos desarrollados con alas del mismo ancho o más angostas que el indusio en número de 1 a 2 por pinna en general contiguos, subaxilares al raquis o no; **indusios** ovado-lanceolados a elípticos, inmersos

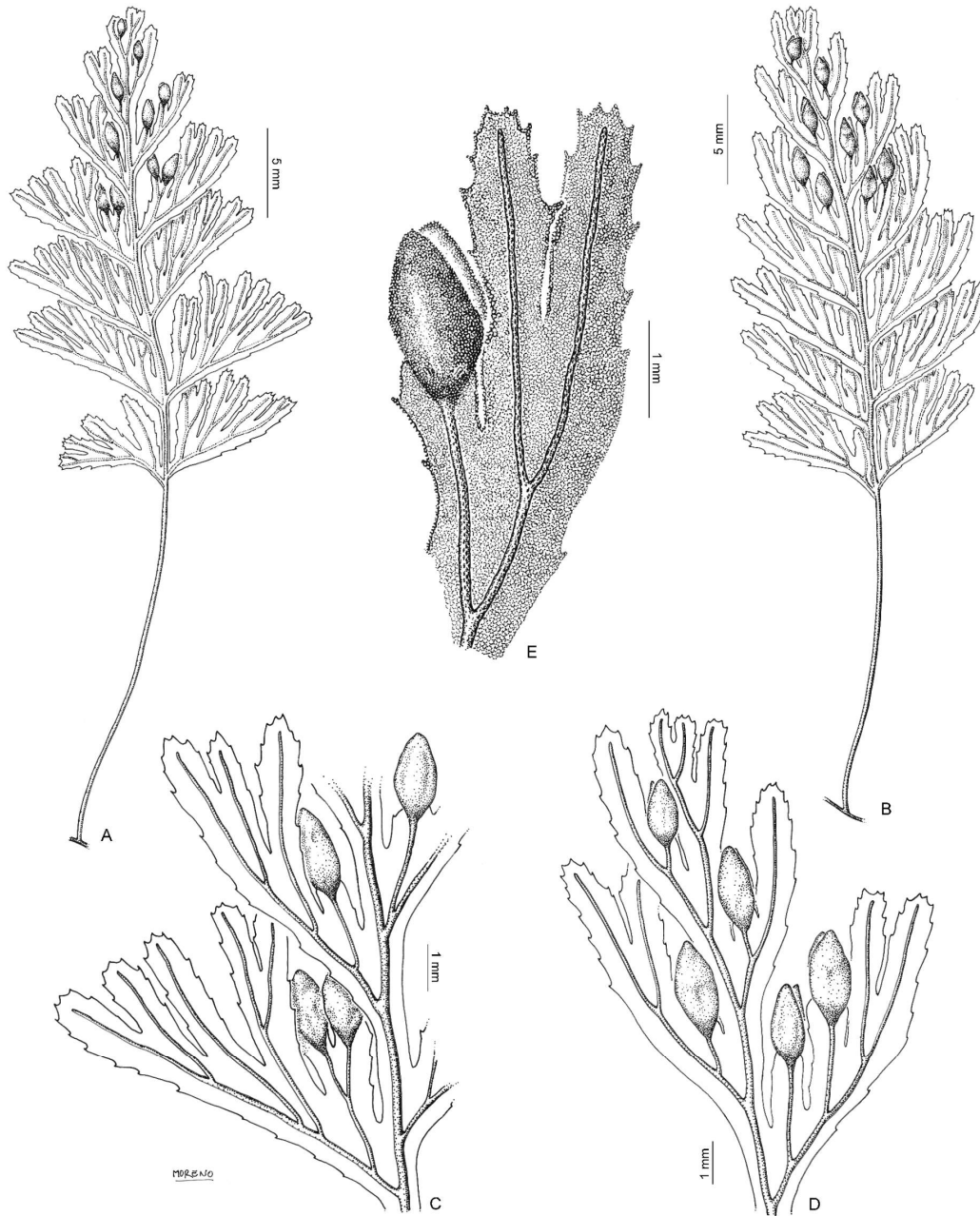


Figura 35. *Hymenophyllum quetruhuense*. A, B. aspecto general. C, detalle de un sector de la fronde. D, detalle de una pinna fértil.

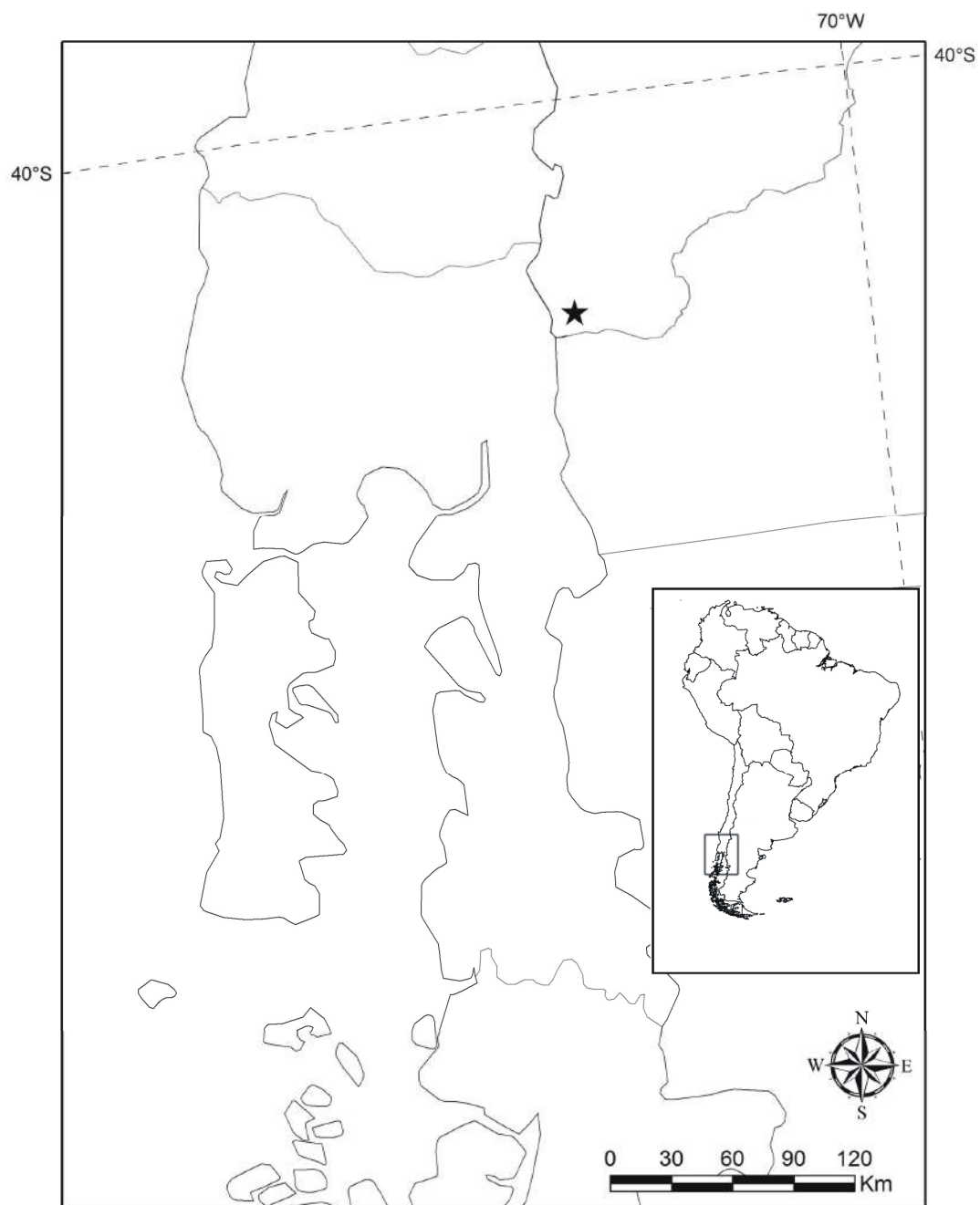


Figura 36. *Hymenophyllum quetrichuense*. Área de distribución de la especie.

hasta la mitad o menos en la lámina, de base aguda, engrosada, ápice agudo, margen entero, abierto más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, algo engrosado, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de la Argentina, sólo se ha podido observar el material tipo de esta especie, hallado en el actual Parque Nacional Arrayanes (antes parte del P. N. Nahuel Huapi), que crecía terrestre en una barranca, junto con *H. tunbrigense*, *H. tortuosum*, *H. darwinii* y *H. dentatum* (Diem & Lichtenstein, 1959) (fig. 36).

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

Sólo fue observado el tipo.

OBSERVACIONES

Esta especie se caracteriza por presentar 1 a 4 soros por pinna sobre segmentos alados, más o menos desarrollados en ocasiones bifurcados, pinnas desarrolladas acroscópicamente, pectinadas, y soros no arqueados en la base. Es similar a *H. pectinatum*, que se diferencia por el mayor tamaño de sus frondes, y por los pelos blancuzcos presentes en el envés del raquis y nervaduras. En las características del follaje, y en las pinnas y el raquis alado se acerca a *H. peltatum*, presentando esta última especie soros subaxilares y curvados en la base. Diem & Lichtenstein (1959) destacan a las células opacas como una característica de esta especie. Se ubica dentro del subgénero *Hymenophyllum* (Ebihara et al. 2006).

15- *Hymenophyllum rugosum* C. Chr. ex Skottsberg, Nat. Hist. of Juan Fernández and Easter Isl. 2: 12, f.4 a-f. 1920. TIPO: Chile, Archipiélago Juan Fernández, Más a Tierra, “Elevated slopes of Q. Piedra Agujereada, on fern trees, 650 m”, 5-IV-1917, *C. Skottsberg* 592 (lectotipo, aquí designado, S, foto SI!; isolectotipos K000589695!, GB, foto SI!, SGO, no visto, UPS, foto SI!, US00067700!). SINTIPOS: “Cordón Centinela, dark humid forest, ca. 560 m”, *C. Skottsberg* 1140 (sintipo S, foto SI!); the longitud, ridge, above Pangal, on tree ferns, ca. 800 m, *C. Skottsberg* s.n. (sintipo no localizado); “Quebrada Villagra, mountain spur W. of El Yunque, ca. 500 m”, *C. Skottsberg* 630 (sintipos S, GB, fotos SI!); “Más Afuera: Woods on the Sanchez plain, 515 m”, *C. Skottsberg* 1137 (sintipo GB, foto SI!); “heath of the Correspondencia Camp, in the ravines, 1100-1200 m”, *C. Skottsberg* 423 (sintipos S, UPS, GB, fotos SI!); idem., *C. Skottsberg* 1139 (sintipo S, foto SI!); Cordón del Barril, ca. 750 m, *C. Skottsberg* s.n. (sintipo no localizado); “Quebrada del Blindado, in the forest, on ferns”, 440 m, 19-II-1917, *C. Skottsberg* 397 (sintipos K000589696!, P00622124!, P00622125!, US1055802 no visto, GB, S, BM, fotos SI!, UPS, no visto); “near the summit of Los Inocentes, ca. 1400 m”, *C. Skottsberg* 1138 (sintipo S, foto SI!). Figura 37.

Hymenophyllum rugosum fma. *lanceolata* C. Chr. ex Skottsb., Nat. Hist. of Juan Fernández and Easter Isl. 2: 13. 1920. TIPO: Chile, "Más Afuera, at the Correspondencia Camp, in the ravine, 1160 m", C. Skottsberg 1175 (lectotipo, aquí designado, GB, foto SI!; isolectotipo S, foto SI!, UPS, no visto).

Rizomas filiformes, pardo oscuros, de 0,3-0,5 mm diám., con escasos pelos brillosos, más densos en la inserción del pecíolo; **frondes** distanciadas, de 5-15 cm long.; **pecíolos** castaño oscuros, de 1,6-7 cm long., con pelos y/o papilas cortas, teretes, alados o no, cuando alados con alas dentadas de 0,1 mm lat.; **láminas** ovado-lanceoladas o linear-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, de 3,7-9 x 1-4 cm, textura membranácea, con dientes espaciados sobre el margen, y pelos cortos o papilas sobre los ejes; **raquis** castaño oscuro, con pelos o papilas cortas a ambos lados, con alas planas de 0,1-0,2 mm de ancho, de margen entero con dientes espaciados; **pinnas** ovado-lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 0,5-3,4 x 0,2-0,8 cm, simétricas, alternas; **segmentos** oblongos, de 0,3-0,5 mm lat., de ápice redondo o trunco, de margen dentado; **soros** 1 a 3 por pinna, subaxilares o sobre segmentos cortos siempre adaxiales al raquis, en el mismo plano de la lámina, con su base levemente arqueada o no; **indusios** oblongos u ovados, no inmersos en la lámina, de base engrosada, obtusa, ápice agudo, irregularmente dentado en general, valvas abiertas más de la mitad, con pequeñas papilas sobre su superficie en la región basal; **receptáculo** cilíndrico, adelgazándose en la base.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica del archipiélago Juan Fernández, tanto en Más a Tierra como en Más Afuera, hasta los 1400 m s.m. Terrestre o epífita, sobre los tallos de helechos arborescentes o de los árboles del bosque (fig. 38).

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández: Más a Tierra, Co. Central arriba de la Q. Pangal, 650 m, 5-III-1955, Sparre 295 (CONC); Alto Inglés, quebrada al lado S, 600 m, 28-II-1955, sin colector s.n. (CONC); Más Afuera: One-half way up the trail from mouth of Quebrada Las Vacas to Las Torres, 700 m, 2-II-1980, Stuessy 5070 (CONC); on trail from mouth of Quebrada Las Vacas to Las Torres, about 2/3 up, 690 m, 2-II-1980, Stuessy 5076 (CONC); Las Tres Torres, 1030 m, 4-II-1986, Stuessy 9490 (CONC).

OBSERVACIONES

Esta especie es muy particular por la presencia de pelos muy cortos o papilas sobre los ejes y nervaduras. Posee una fronde vistosa por su tamaño, lámina lanceolada, con todas sus pinnas divididas hacia ambos lados, e indusios dentados en el ápice. Presenta su mayor afinidad con *H. tunbrigense*, sobre todo en ejemplares pequeños, debido a sus tricomas y al margen

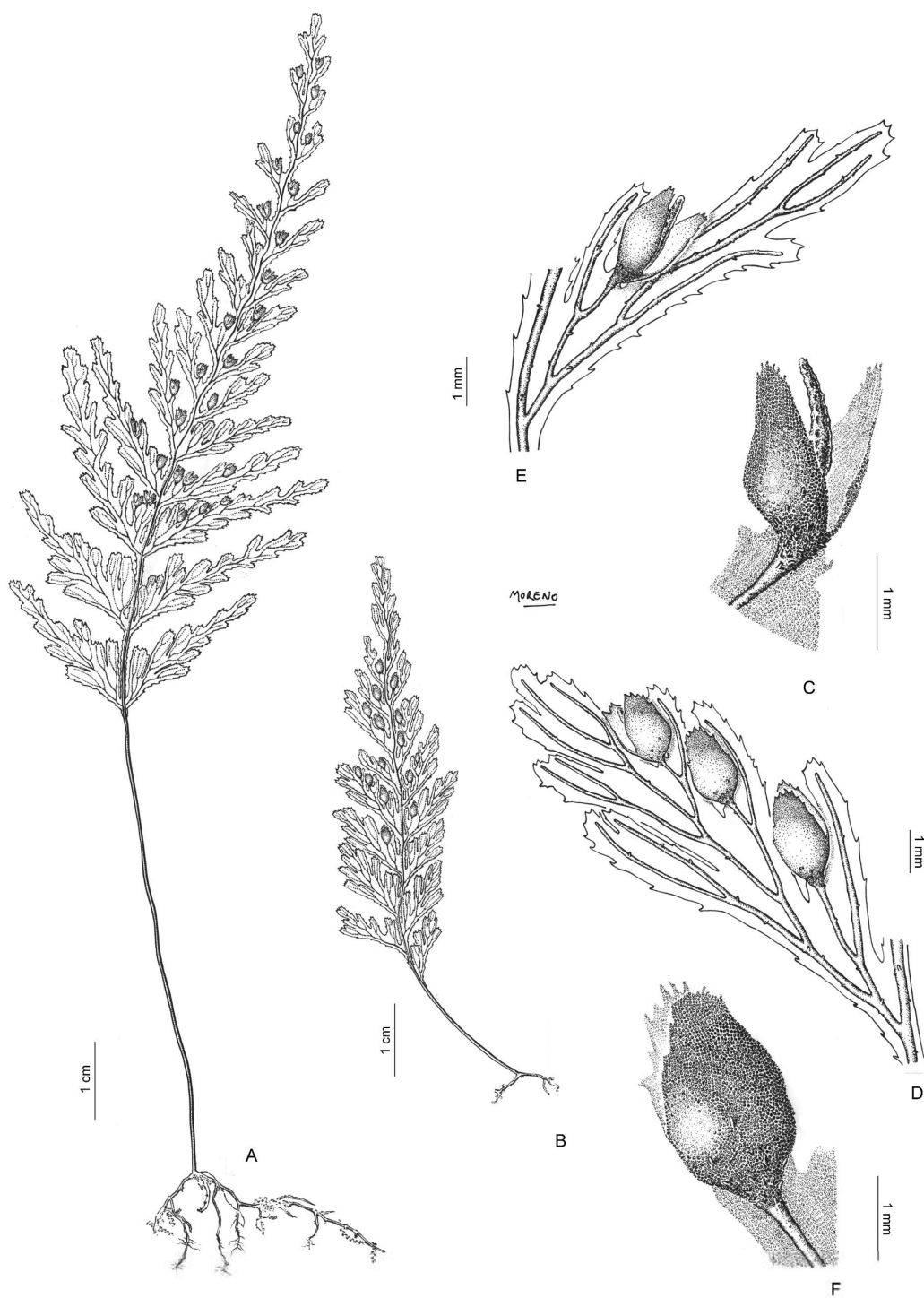


Figura 37. *Hymenophyllum rugosum*. A, B, aspecto general. C, vista de un indusio en donde se aprecia el receptáculo. D, E, vista de pinnas fértiles. F, detalle de un indusio.

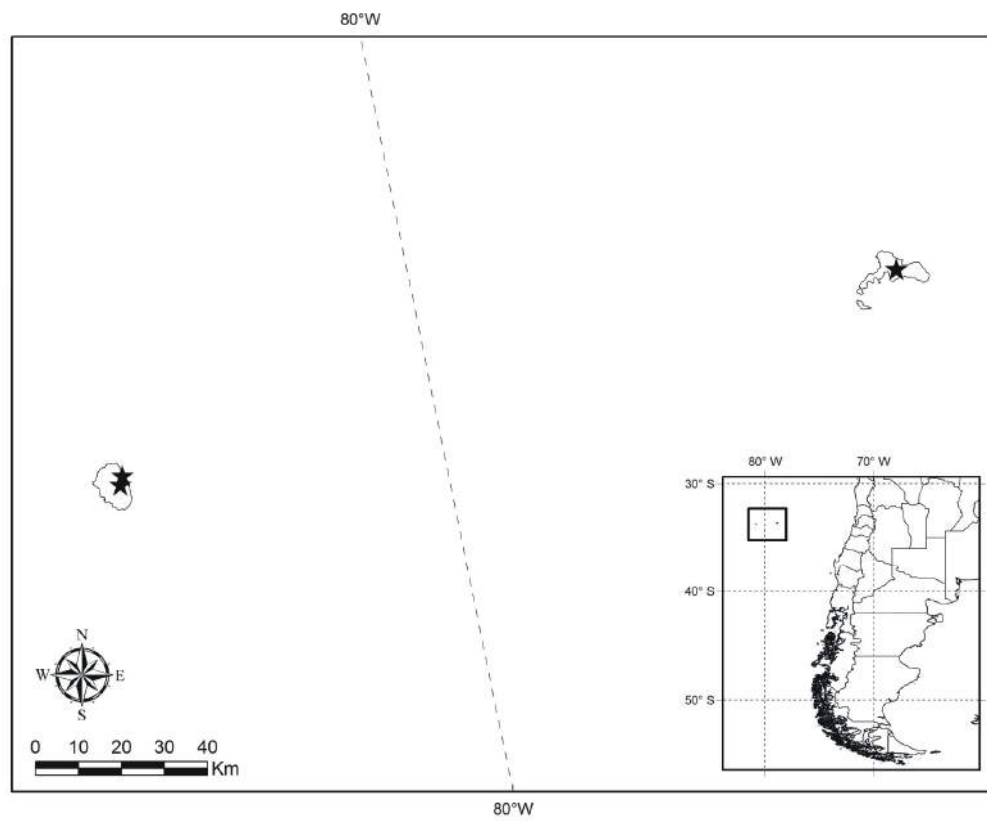


Figura 38. *Hymenophyllum rugosum*. Área de distribución de la especie.

dentado, diferenciándose la última especie por su menor tamaño en general, pinnas menos divididas, follaje verde oscuro y fronde de contorno aovado.

Se designa como lectotipo de *H. rugosum* al ejemplar *C. Skottsberg* 592 depositado en S, debido a que se consideró el material más completo y representativo de la especie. Para *H. rugosum* fma. *lanceolata* se escogió el ejemplar depositado en GB, porque se halla en mejor estado de conservación y es más abundante.

16- *Hymenophyllum secundum* Hook. & Grev., Icon. Filic. 2: tab. 133. 1831. *Meringium secundum* (Hook. & Grev.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 44. 1938. TIPO: Argentina, Isla de los Estados, “Hab. Staten Land”, A. Menzies s.n. (holotipo K000589698!). Figura 39.

Hymenophyllum serra C. Presl, Hymenophyllaceae: 53, lám. 11 B. 1843. TIPO: “Habitat in Chile” *H. Cuming* 16 (lectotipo, aquí designado, K000589702!; isoelectotipo K000589700!). SINTIPOS: *H. Cuming* 17 (K000589701!); *H. Cuming* 19 (K000589699!).

Rizomas filiformes, ramificados, castaño oscuros, de aprox. 0,3 mm de diám.; pelos del rizoma castaños a traslúcidos, simples, de 0,2 mm long., escasos, concentrados en la base de raíces y pecíolos; **frondes** distantes, de 5-15(25) cm long.; **pecíolos** castaños oscuros, brillosos, de 2-3,5 cm long., 0,4-0,5 mm diám., no alados, u ocasionalmente con delgadas alas caedizas en su parte apical, glabros; **láminas** lanceoladas a rómbicas, pinnado-2-pinnatífidas hasta 4-pinnatífidas, de 3-15 x 1-5 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** castaño oscuro brillante, angostamente alado en su base ensanchándose hacia el ápice hasta 0,15 mm, de margen entero, glabro; **pinnas** flabeladas las inferiores, trapeziformes las superiores, 2-3-pinnatífidas, de 1-1,5 x 0,5-1 cm, alternas, o en ocasiones las basales subopuestas, formadas por un eje principal recto que se arquea a la madurez, generando divisiones dicotómicas que originan segmentos hacia el lado acroscópico a su vez divididos dicotómicamente y reflexos a la madurez; **segmentos** lineares a oblongos, de 0,6-0,9 mm lat., de ápice redondo a trunco, margen aserrado, usualmente revoluto, con dientes pronunciados hasta de 0,15 mm long., distanciados aprox. 1 mm entre si, por senos redondeados; **soros** en la porción apical de la fronde, en general 1-3 por pinna, hacia el lado acroscópico de la misma, arqueados en la base, subaxilares sobre un corto segmento apenas alado; **indusios** ovados, a elípticos o romboidales, globosos, no inmersos en la lámina, de base engrosada y ápice redondeado a agudo, margen entero, valvas abiertas hasta más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, exerto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica, se distribuye en toda el área de los bosques subantárticos tanto en la Argentina como en Chile. Es notable la cantidad de ejemplares

recolectados en la parte sur del área, en Tierra del Fuego y Magallanes en Chile (fig. 40). Vive epífita o terrestre, en bosques y turberas, mezclado con musgos y otras especies del género.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Parque Los Alerces en el alerzal, extremo oeste del brazo sud del Lago Menéndez, 11-X-1953, Burkart 19099 (SI). Neuquén, Los Lagos, Puerto Blest, desembocadura del Río Bravo, 25-X-1947, Diem 1067 (SI; BAB); Río Pireco, Camino Rincón al Paso Puyehué, cascada Sta. Ana, 1100 m, 03-IV-1953, Diem 2248 (SI; BAB); Puerto Blest, Laguna Ortiz-Basualdo, 1100 m, 24-X-1947, Diem 1062 (SI; BAB). Río Negro, Bariloche, entre Puerto Blest y Puerto Alegre (Laguna Frías), 800 m, 23-X-1947, Diem 1056 (SI; BAB); Laguna Frías, 28-I-1942, Pérez Moreau 104 (LIL); Lago Nahuel Huapi, Brazo Tristeza, Arroyo Lluvucó, 780 m, 04-V-1952, Diem 2144 (SI; BAB). Tierra del Fuego, Ushuaia, Puerto Cook al E, 25-XII-1967, Torres 1116 (SI); Environs d'Ushuaia, 00-IV-1896, Alboff 904 (SI); San Juan del Salvamento (Isla de los Estados), 18-IV-1896, Alboff 918 (SI); Isla de los Estados, Puerto Roca, 21-X-1971, Dudley 704 (LP); Isla de los Estados, Puerto Parry, cerro de la laguna del chorrillo, 22-XI-1998, Biganzoli 470b (SI); Ushuaia, Bahía Thetis, 13-XI-1969, Goodall 2233 (SI; BAB); Ushuaia, thick forest near Cabo San Vicente, 15-XI-1969, Goodall 2282 (SI); Ushuaia, Fiordo Parry, Puerto Cuchillo, 14-II-1971, Pisano 3151 (LP); Ushuaia, Río Tristen, 28-IV-1974, Goodall 4818 (BAB); Ushuaia, Monte Portillo, 02-IV-1972, Goodall 4248 (BAB); Ushuaia, Estancia Moat, mountain at head of Río Chico, 400 m, 26-I-1968, Moore 1641 (BAB); Ushuaia, Paso Garibaldi, 01-II-1974, Goodall 4747 (BAB); Ushuaia, Tierra Mayor Valley, 24-III-1974, Goodall 4801 (BAB); Ushuaia, Mitre Península of Isla Grande, 13-X-1971, Dudley 228 (BAB). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Más Afuera, Quebrada Mono, 800 m, Skottsberg 1135 (CONC). Región de Los Lagos, Chiloé, Pastahué, 21-IX-1931, Junge 22/35 (SI). Llanquihue, Reserva Nacional Llanquihue, entrada al sendero, 526 m, 24-II-2012, Larsen 269 (SI); PN Alerce Andino, sendero hacia el Alerzal milenario, 147 m, 25-II-2012, Larsen 279 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, Punta Leopardo, 24-II-1921, Hicken 139 (SI 16541); Puerto Chacabuco, Parque Aiken Sur, sendero del salto, 28-XI-2009, Biganzoli 2240 (SI). Región de Magallanes, Magallanes, Melville Island, 00-VI-1882, Spegazzini 304 (LP 21729); Isla Santa Inés, 13-I-1950, sin colector s.n. (SI 19923); Isla Dawson, Río San Rafael, 23-XII-1910, Benove 181 (SI). Antártica Chilena, Islas Wollaston, Isla Grevy, Pto. Caja, 05-I-1949, Vervoorst 321 (LIL); Isla Herschel, Pto. Piedrabuena, 12-I-1949, Vervoorst 371 (LIL); Isla Capitán Aracena, Bahía Morris, 08-XII-1971, Moore 2781 (LP). Última Esperanza, Península Roca, Seno Resi, 22-I-1978, Pisano s.n. (TBPA 2849) (BAB); Seno Última Esperanza, Puerto Toro, W. of R. Serrano, N. of Vent. Balmaceda, 18-I-1977, Moore s.n. (TBPA 1791) (BAB; LP); Seno Unión, N. side Ancón Sin Salida, 11-I-1976, Dollenz s.n. (TBPA 948) (BAB); Isla Virtudes, Canal Elías, Puerto Virtudes, 12-II-1976, Dollenz s.n.

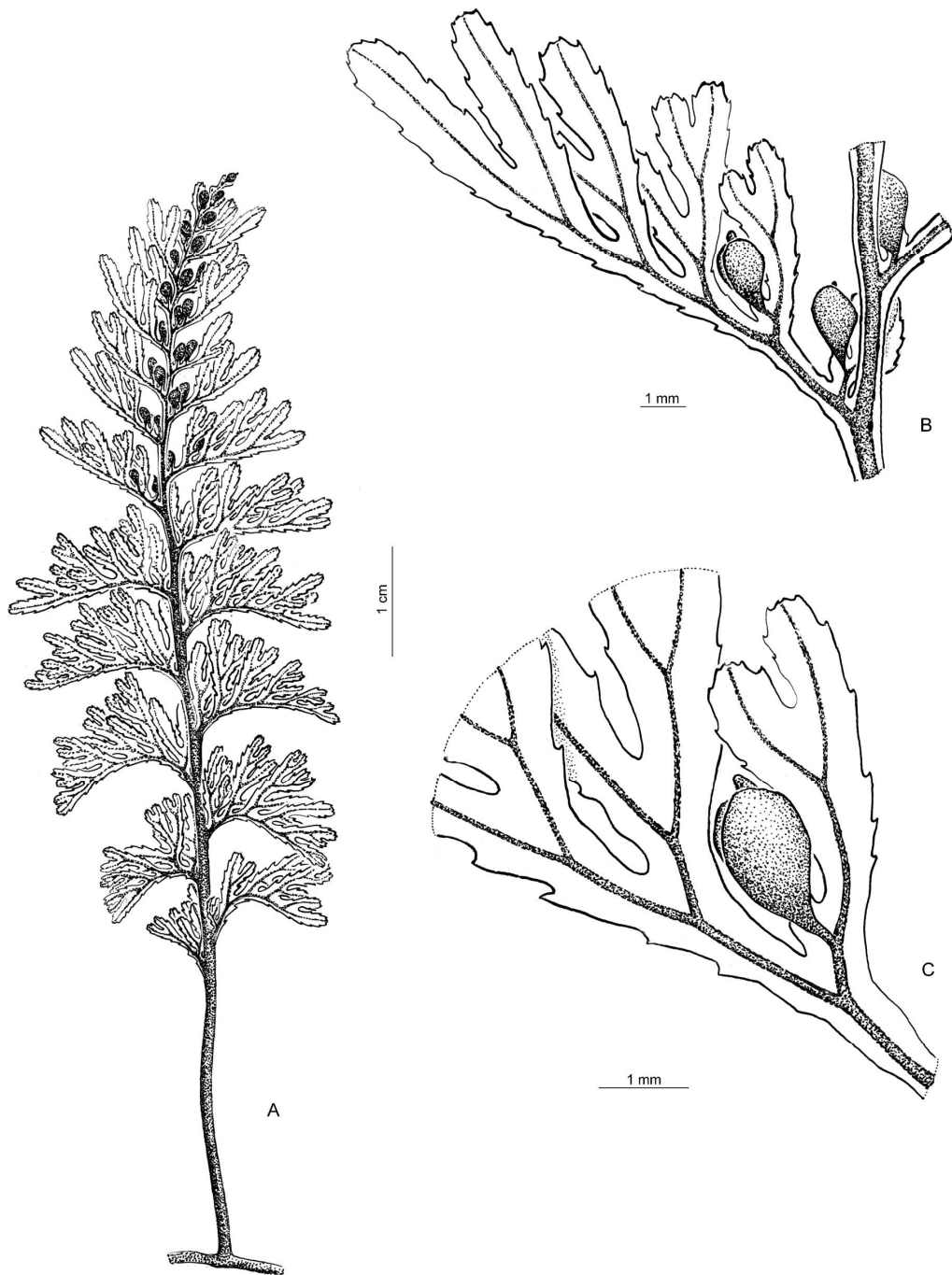


Figura 39. *Hymenophyllum secundum*. A, aspecto general. B, vista de una pinna fértil. C, detalle de un indusio.

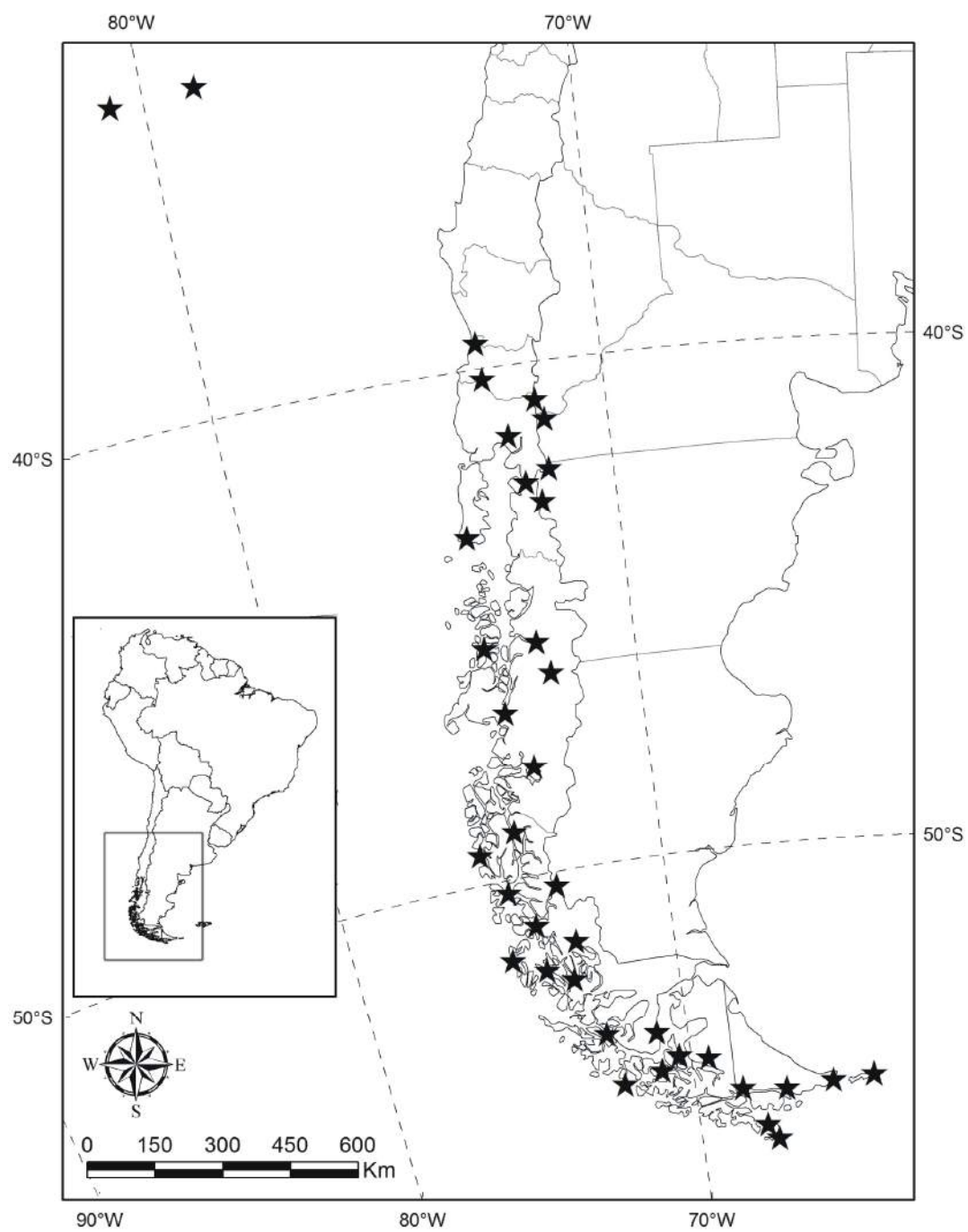


Figura 40. *Hymenophyllum secundum*. Área de distribución de la especie.

(TBPA 1513) (BAB); Isla Rennel Norte, Canal Smyth, 23-I-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1142) (BAB); Isla Vidal Gormaz, Seno Nantuel, Bahía María Angélica, 03-II-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1298) (BAB); Isla Diego de Almagro, Puerto Lázaro, 09-II-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1459) (BAB); Puerto Bueno, 26-VII-1970, Parra 168 (LP); Puerto Bella Vista, 08-XII-1979, Roig 241 (TBPA 5258) (BAB); Islas Rennel, NW, 28-I-1976, Eskuche s.n. (TBPA 745) (BAB); Puerto Bella Vista, 04-XII-1979, Roig 45 (TBPA 5048) (BAB); Isla Drummond Hay, Puerto Molyneux, 11-XII-1977, Roig 149 (TBPA 2656) (LP).

OBSERVACIONES

Es una especie muy variable, que se puede distinguir por sus pinnas arqueadas y reflexas, y sus segmentos angostos divididos reiteradas veces, arqueados y de margen revoluto. En el sur del área (región de Magallanes, Tierra del Fuego), esta especie adopta una forma más pequeña, con frondes que miden en ocasiones apenas 5 cm y poseen las pinnas imbricadas, los pecíolos más gruesos comparativamente con el tamaño de la fronde, con alas caedizas hacia el ápice, mientras que al norte de su área de distribución se pueden encontrar las plantas de mayor tamaño (con frondes hasta de 25 cm).

Es una especie afín a *H. peltatum* (véanse observaciones bajo esa especie), y a *H. falklandicum*, relacionándose con la última sobre todo por las formas que habitan en el sur del área de estudio. *Hymenophyllum falklandicum* se diferencia principalmente por poseer pinnas menos divididas (2 o 3 segmentos), y los pecíolos más delgados y no alados.

En la diagnosis original de *H. secundum*, la localidad citada por Hooker & Greville, “*Nova Zelandia*”, fue corregida posteriormente por Hooker (1844-1846).

Se eligió como lectotipo de *H. serra* el ejemplar con código de barras K000589702, por poseer material en estado fértil.

17a- *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm. var. *tunbrigense*, Mém. Acad. Roy. Sci. (Turín) 5(1790-1791): 418. 1793. *Trichomanes tunbrigense* L., Sp. Pl. 2: 1098. 1753. TIPO: Inglaterra, “Anglia”, *sin colector s.n.* (LINN 1253.4 y 1253.5, foto!). Figura 41.

Hymenophyllum tunbrigense (L.) Sm. var. *asperulum* (Kunze) Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11: 717. 1959. *Hymenophyllum asperulum* Kunze, Linnaea 9: 109. 1834. TIPO: Chile, “Obtegit praerupta humida argillosa ad Talcahuano flor. Chilens.”, *Diar. 148, Herb. Poepp. Kze.* (holotipo no visto; isotipo BR0000006965808!, posible isotipo P00622168!).

Rizomas filiformes, ramificados, castaños, de 0,3-0,4 mm de diám.; pelos del rizoma ferrugíneos, de 0,25-0,65 mm long., escasos; **frondes** distantes a aprox. 1 cm, de 1,7-8,5 cm long; **pecíolos** castaños, de 0,6-3,5 cm long., no alados, con cortos pelos simples, escasos; **láminas** ovadas, hasta lineares, pinnado-pinnatífidas, hasta 2-3-pinnatífidas, textura

membranácea, en ocasiones con pelos ferrugíneos sobre las nervaduras y en la base de los indusios, de hasta 4 células; **raquis** castaño oscuro, recto o en zig-zag, alado en toda su longitud, con las alas más anchas hacia el ápice, o solo alado en el ápice, piloso o no; **pinnas** ovadas, elípticas o rómbicas, 2-pinnatífidas de 0,5-1,2 x 0,3-0,8 cm, con divisiones hacia ambos lados, al menos las basales, imbricadas a algo distanciadas; **segmentos** lineares u oblongos, de 1-1,2 mm lat., ápice redondo a trunco, margen con dientes pluricelulares; **soros** uno por pinna, subaxilares, sobre el lado acroscópico de la pinna, sobre un corto segmento angostamente alado y recurvado, perpendiculares con respecto al plano de la lámina en la madurez; **indusios** redondeados a romboidales, con la base aguda algo inmersa en el segmento, el ápice redondeado, en general irregularmente dentado o entero, ocasionalmente con pelos ferrugíneos en la base, valvas abiertas a la madurez, hasta la mitad o más; **receptáculo** cilíndrico inserto, no superando la longitud de los indusios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie de América, Europa y Oceanía. En los bosques subantárticos de la Argentina se halla principalmente en la parte norte, siendo muy frecuente en el Parque Nacional Nahuel Huapi. En Chile se encuentra desde Concepción hasta Peulla, con escasas colecciones en las Islas Juan Fernández (Diem & Lichtenstein, 1959) (fig. 42). Es una especie terrestre, crece entre las raíces y las bases de los troncos en bosques húmedos, o cerca de cursos de agua, mezclado con musgos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, sendero a Gendarmería, 270 m, 07-XII-2009, Biganzoli 2421 (SI). Neuquén, Lácar, Huahum, cascada Chachín, 750 m, 31-III-1952, Diem 2119 (SI). Los Lagos, Península Quettrihué, laguna Hua Huan, 14-IV-1943, Diem 603a (SI); Brazo Rincón, Península Panguinal, cerca del camping, cruzando el río Totoral, orilla del lago, 21-II-2011, Larsen 164 (SI); arroyo Colorado, desembocadura, 12-V-1940, Diem 572 (BAB); Lago Nahuel Huapi, Brazo Última Esperanza, cerca Puerto Barata, 770 m, 18-I-1948, Diem 1112 (SI; BAB); Lago Nahuel Huapi, Isla Victoria, Puerto Pampa, cerca del desagüe de un arroyo, 28-VIII-1942, Diem 395 (SI; BAB). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, costa del Nahuel Huapi, 29-IV-1942, Diem 573a (SI); Puerto Blest, costa sur de la Bahía, 780 m, 22-X-1947, Diem 1055 (SI; BAB). Santa Cruz, Lago Argentino: Brazo Onelli, 10-II-1955, Pérez Moreau s.n. (BA 56648). CHILE, región del Biobío, Concepción, Parque Hualpén, 21-IV-1970, de la Sota 6033 (LP); In the woodland along the unused road leading to Estero Bellavista, 8 km n. of Lirquen, then 5 km east, 03-I-1966, Meyer 9748 (LP); Chiguayante, Cerro Manquimávida, 01-X-1938, Barros 2238 (SI); Concepción, 25-X-1938, Barros 2239 (SI). Región de Los Ríos, Valdivia, Corral, cueva La Aguada, 00-IX-1929, Gunckel 1171.4 (SI). Región de Los Lagos, Llanquihue, Lago Todos los Santos, 00-II-1910, Hauman 7 (LIL 40862);

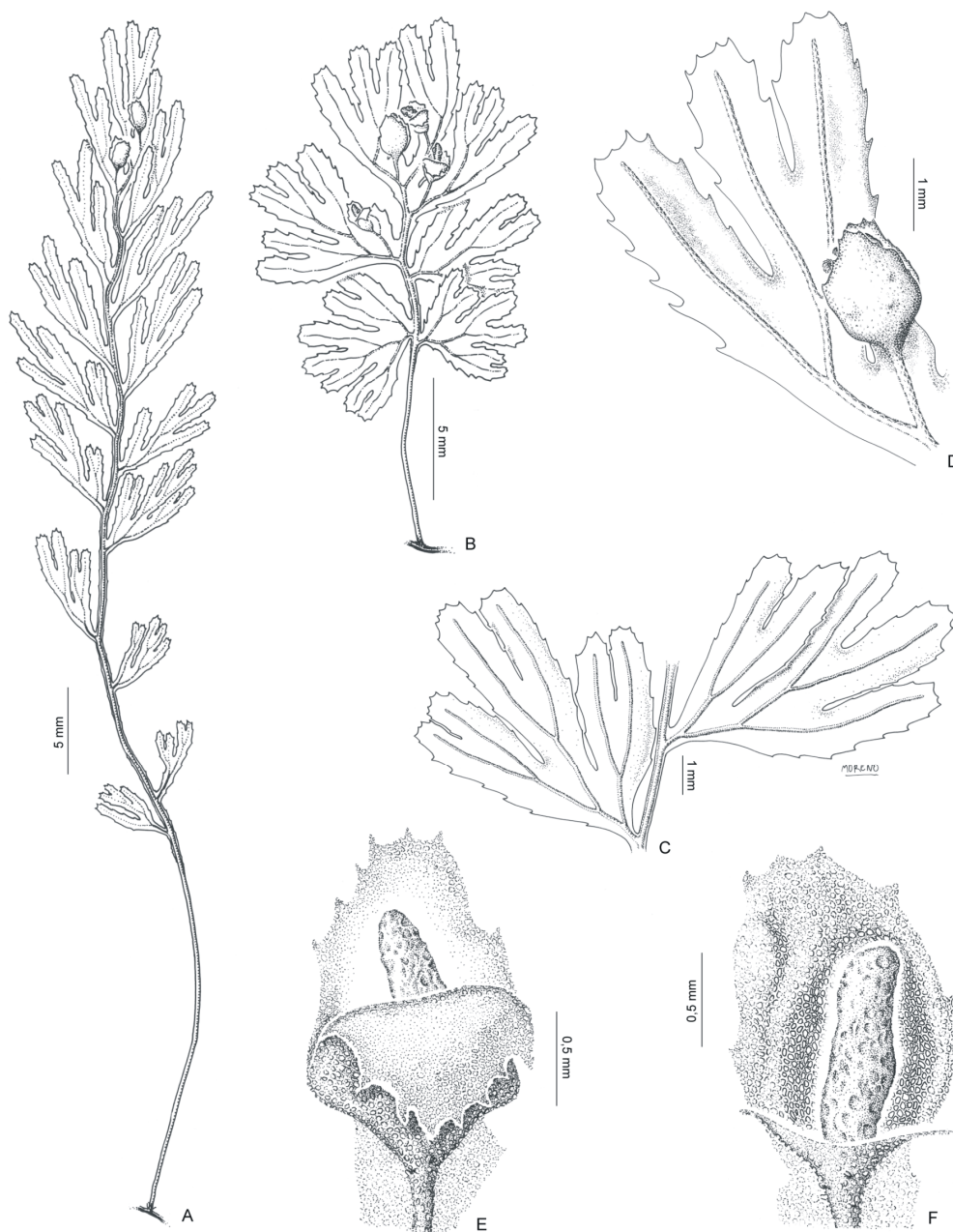


Figura 41. *Hymenophyllum tunbrigense*. A-B, aspecto general. C, detalle de las pinnas basales. D, detalle de una pinna fértil. E, detalle de un indusio. F, detalle de un receptáculo.

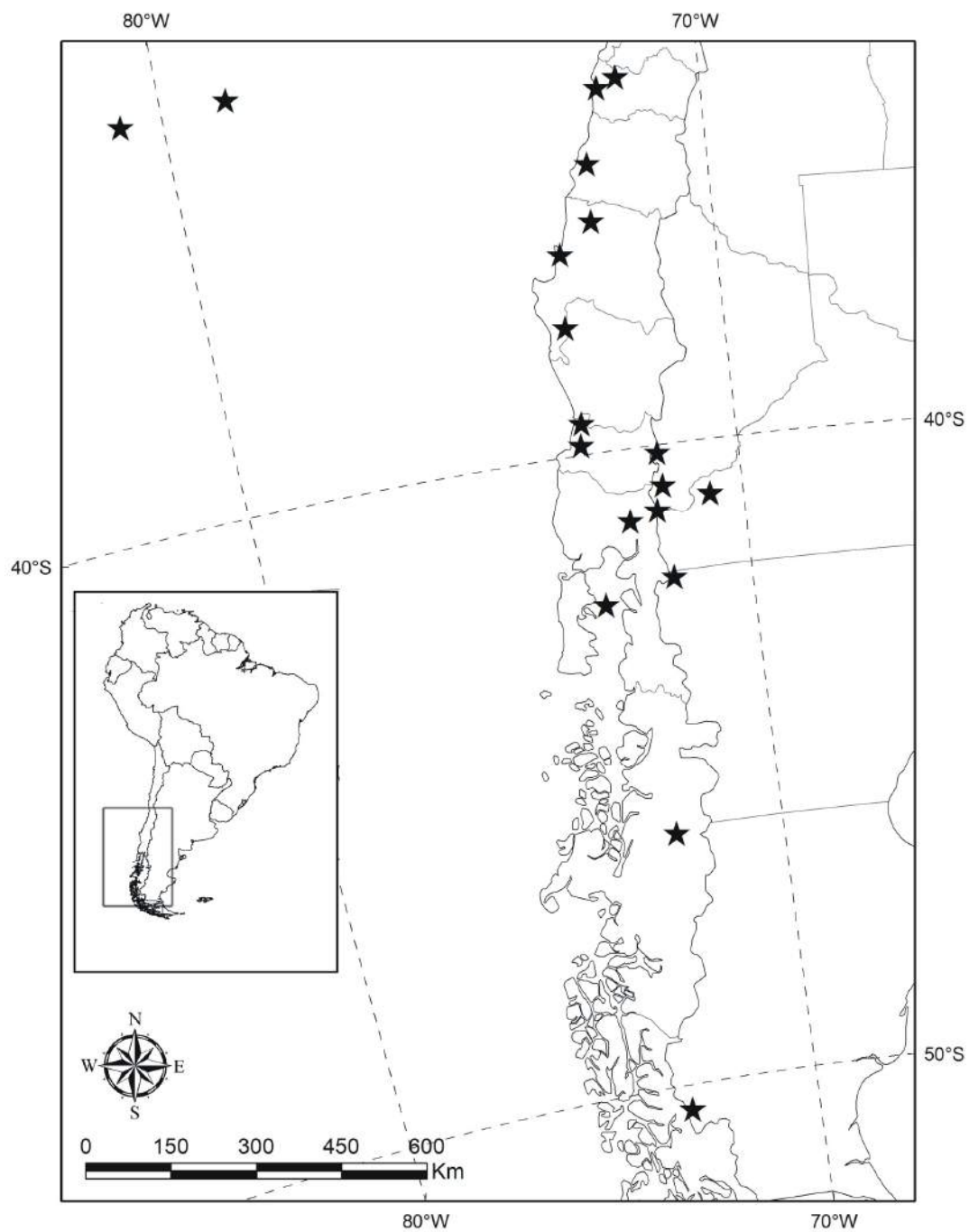


Figura 42. *Hymenophyllum tunbrigense*. Área de distribución de la especie.

Peulla, cascada de los helechos, 250 m, 28-X-1947, Diem 1083 (SI; BAB); Llanquihue, 100 m, 1961, Kubitzki 2 (CONC).

OBSERVACIONES

Especie afín a *H. peltatum* y *H. falklandicum*, las que se diferencian por presentar todas sus pinnas desarrolladas acroscópicamente, sus ejes sin pelos, y el ápice de los indusios entero.

Mickel & Smith (2004), consideran, en las Pteridófitas de México, a *H. tunbrigense* en sentido amplio, tanto por su morfología como por su distribución geográfica. Los resultados obtenidos por Hennequin et al. (2010), muestran que las entidades de Europa, América del Sur, y África se encuentran cercanamente relacionadas (figura 101) por lo que probablemente se trate de un taxón cosmopolita.

Se excluyen de la sinonimia de *H. tunbrigense* propuesta por Diem & Lichtenstein (1959) a: *Hymenophyllum antarticum* C. Presl. [Australia, “Habitat in Nova Hollandia ad Port Jackson”, *F. Sieber s.n.* (probable isotipo US00134545!)] en la actualidad sinónimo de *H. cupressiforme* Labill. de Australia (McCarthy 1998). *Hymenophyllum minimum* A. Rich. [“Crescit in Nova-Zeelandia”, *Urville d. s.n.* (P00623489!)], por presentar caracteres diferentes a *H. tunbrigense*, como pinnas simples, plegadas e indusios terminales en la fronde. *Hymenophyllum revolutum* Colenso e *Hymenophyllum zeelandicum* Bosch, que corresponden a especies de Nueva Zelanda, aunque no se ha podido estudiar los tipos, y a *Hymenophyllum thunbergii* Eckl. in C. Presl, Hym. 32. 1843. nom. nud. citado sin descripción.

17b- *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm. var. *cordobense* Hieron. en Engler, Bot. Jahrb. Syst. 22: 361. 1896. TIPO: Argentina, “Córdoba. Sierra de Achala, en la quebrada, cerca del Puesto Alegre”, 5-III-1877, *G. H. E. W. Hieronymus* 873 (lectotipo, aquí designado, CORD00001407!; isoelectotipo SI012004!). SINTIPO: Argentina, “Córdoba, Sierra de Achala, Quebrada del Rodeo al pie de Los Gigantes,” 8-I-1881, *G. H. E. W. Hieronymus s.n.* (CORD00001405!, CORD00001406!, NY, no visto). SINTIPO: Argentina, “Córdoba, in der Quebrada del Chorro”, 4-XII-1878, *G. H. E. W. Hieronymus s.n.* (no visto). Figura 43.

Hymenophyllum wilsoni Hook. var. *achalensis* Hieron. en Engler, Bot. Jahrb. Syst. 22: 361. 1896. *Hymenophyllum peltatum* (Poir.) Desv. var. *achalensis* (Hieron.) Capurro, Na. Prim. Reun. Sul-Amer. Bot. 2: 73. 1940. TIPO: Argentina, “Córdoba: na der Cuesta Del Gaucho”, 24-II-1876, *G. H. E. W. Hieronymus* 456 (lectotipo, aquí designado CORD00001408!; isoelectotipo US00067710!). SINTIPO: Argentina, “Córdoba: und in feuchten Schluchten na den Abhängen des Champaqui in der Nähe des Rio Del Catre in

der Sierra Achala”, 30-I-1877, G. H. E. W. *Hieronymus* 778 (K000589693!, BR0000006971557!, CORD00001409!, US00067711!).

Rizomas largamente rastreros, filiformes, pardo oscuros, de 0,14-0,3 mm diám.; pelos del rizoma rojizos, simples, de 0,3-0,6 mm, escasos; **frondes** distantes, de 3,3-10 cm.; **pecíolos** capilares, pardos a pardo oscuros, de 0,5-2,5 cm de largo y 0,1 mm diám., no alados, con algunos pelos rojizos, simples paucicelulares, de 0,3-0,46 mm long.; **láminas** de contorno ovado-lanceolado u ovado-lineal-lanceolado, pinnado-pinnatífidas a 3-4-pinnatífidas, de 2,7-9 x 0,5-1,2 cm, con pequeños pelos rojizos sobre el raquis y las nervaduras; **raquis** pardo oscuro, alado hacia el ápice, a partir del cuarto al séptimo par de pinnas; **pinnas** flabeladas a rómbicas, a veces trapeziformes, distanciadas, ascendentes, en número de 6-12 pares por lámina, con pocos segmentos (2-4), 3-4-pinnatífidas, las basales divididas hacia ambos lados, las apicales más desarrolladas en el lado acroscópico; **segmentos** lineares, de 0,8-1 mm lat., con ápice redondeado y margen dentado; **soros** subaxilares, 1 por pinna, raramente más, sobre un corto segmento angostamente alado, en ocasiones lobulado, arqueado en la base; **indusios** ovados, no inmersos en la lámina, de base algo engrosada, aguda, ápice redondeado, de margen entero o dentado, valvas a viertas mas de la mitad; **receptáculo** inserto, cilíndrico a fusiforme, grueso, con aprox. 30 esporangios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Se ha citado para la región serrana de Argentina en las provincias de Catamarca, Jujuy, Salta, Tucumán y Córdoba (de la Sota, 1977). De éstas se tuvo acceso a ejemplares de todas las provincias con excepción de Salta (fig. 44). Crece sobre árboles o sobre rocas con cubierta muscinal, entre 1200 y 4000 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Catamarca, Andalgalá, Estancia Yunka Suma, 2400 m, 21/01/1949, Petersen (Herb. Diem 1262) (SI). Córdoba, Punilla, Los Gigantes, Sierras Grandes, 1858 m, 27/03/2011, Morero 336 (CORD). San Alberto, Pampa de Achala, Morero 279 (SI); Ruta Provincial 20 de Mina Clavero a Córdoba, 1560 m, 09/10/2009, Zuloaga 11323 (SI); Sierra de Achala, en la quebrada, cerca del Puerto Alegre, 05/03/1877, Hieronymus 873 (SI); Cuesta del Gaucho, Sierra de Achala, Hieronymus 456 (CORD); Pendientes del Cerro Champaquí, más arriba del Río del Catre, 30/01/1877, Hieronymus 778 (CORD). Cruz del Eje, Ruta Provincial 28, de Tanti a Tanninga, pié oriental de Los Gigantes, 1860 m, 08/10/2009, Zuloaga 11314 (SI); Quebrada del Rodeo al pié de Los Gigantes, Sierra de Achala, Hieronymus s.n. (CORD 1405). Calamuchita, Villa Alpina, 11/10/2009, Larsen 68 (SI). Jujuy, Ledesma, Parque Nacional Calilegua, Aguada del Tigre, 1630 m, 05/07/2010, Larsen 160 (SI); Parque Nacional Calilegua, descendiendo desde Monolito hacia Mesada de las Colmenas, 1616 m, 05/07/2010, Larsen 140 (SI).

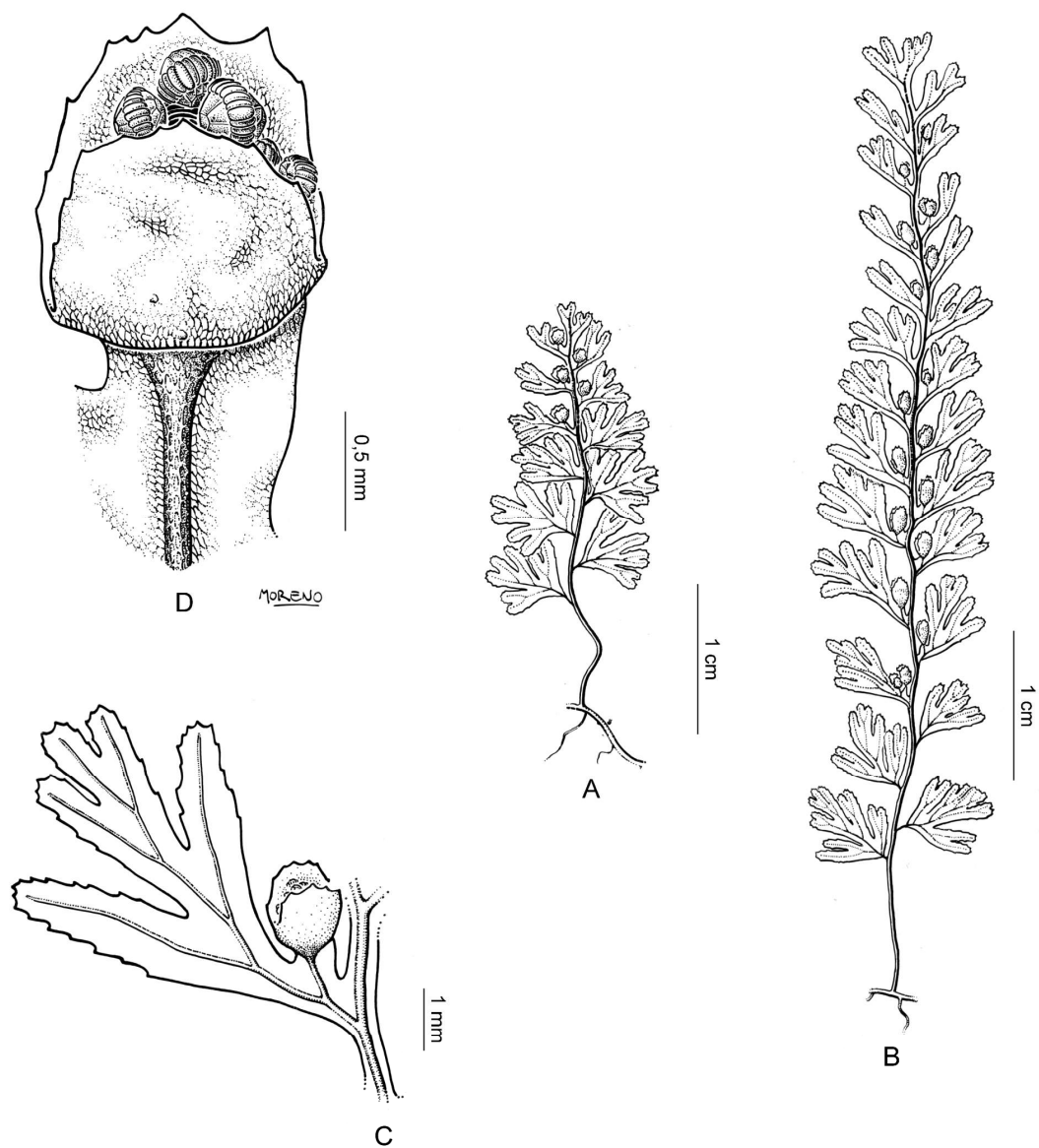


Figura 43. *Hymenophyllum tunbrigense* var. *cordobense*. A-B, aspecto general. C, detalle de una pinna fértil. D, detalle de un indusio.

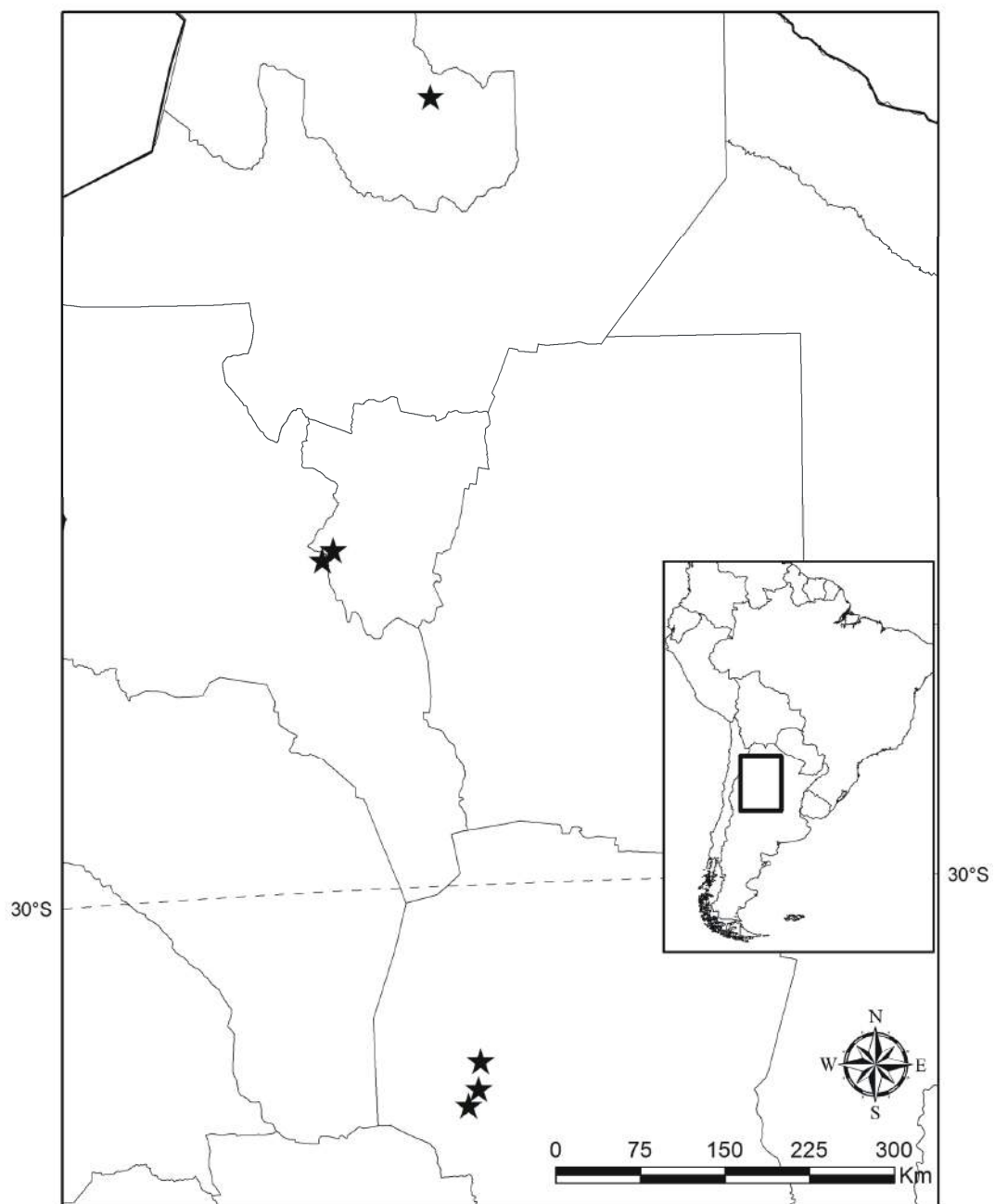


Figura 44. *Hymenophyllum tunbrigense* var. *cordobense*. Área de distribución de la especie.

Tucumán, Chicligasta, Casa de Piedra, afluente del arroyo del Bajo Grande, 1233 m, 04/11/2009, Larsen 107 (SI).

OBSERVACIONES

La variedad *cordobense* difiere de la variedad tipo por sus láminas de contorno lanceolado, angostas, y con pinnas remotas (de la Sota, 1977); la variedad tipo posee láminas de contorno ovado u ovado- elíptico y las pinnas son aproximadas. Véanse diferencias con *H. megachilum* bajo esta última especie.

Se eligieron como lectotipos los ejemplares CORD00001407 para *H. tunbrigense* var. *cordobense* por ser el ejemplar en mejor estado de conservación en donde su pudo observar mas claramente las características morfológicas y CORD00001408 como lectotipo de *H. wilsonii* var. *achalensis* porque presentaba buena cantidad de material dividido en 3 matas, fértil y fácil de visualizar.

18- *Hymenophyllum umbratile* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11: 664, fig. 9. 1959. TIPO: Argentina, Neuquén, Parque Nacional Arrayanes, Península Quettrihué, arroyo de la Lophosoria, 780 m, 15-II-1941, J. Diem 370 (P. 120) (holotipo SI000083!; isotipos BAB00000022!, BAB00000023! US00067708!, LIL001949!). Figura 45.

Rizomas filiformes, ramificados, parduscos, de 0,2 mm de diám.; pelos del rizoma castaños, simples, paucicelulares, de aprox. 0,3 mm long., muy dispersos; **frondes** de 5-10 cm long., distantes; **pecíolos** castaño oscuros, de 0,2-2,5 cm long., teretes, de aprox. 0,3 mm diám., no alados, glabros; **láminas** ovado-lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 4-9 x 1-2,5 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** castaño oscuro, terete, de 0,1-0,3 mm lat., angostamente alado en todo su largo, glabro; **pinnas** flabeladas a falcadas, pinnatífidas, de 1-1,5 x 0,2-0,6 cm, todas divididas hacia el lado acroscópico, alternas u opuestas, con la costa continuándose en un segmento estéril, oblicuo a vertical, notablemente más ancho que el resto; **segmentos** oblongos, de hasta 1,5 mm lat., de ápice redondo o truncado, margen aserrado con dientes desde muy pequeños hasta 0,15 mm, marcadamente acroscópicos, distanciados aprox. 0.5 mm entre sí; **soros** sobre todas las pinnas, a excepción de las más basales, de 1-4 por pinna, algo arqueados en la base, de manera que se orientan en un plano algo oblicuo con respecto al plano de la lámina, sobre un segmento corto, o de largo variable, con alas de casi el mismo ancho que el indusio o más angostas, raramente más anchas, lobuladas; **indusios** ovados a rómbicos, no inmersos en la lámina, de base engrosada, aguda, y ápice redondo, de margen entero a irregularmente dentado, valvas abiertas casi hasta la base; **receptáculo** filiforme, algo más grueso que la nervadura que lo porta, de 0,2 mm diám., inserto, tan largo como las valvas.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica del sur de la Argentina y Chile. En la Argentina se halla en Neuquén, en la península de Quetrihué. En Chile fue recolectada en la isla de Chiloé, en la región de Los Lagos y en la región de Aisén (fig. 46). Terrestre y epífita, crece en barrancas y en sotobosques húmedos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Neuquén, Los Lagos, Península Quetrihué, Arroyo de la *Lophosoria*, 15-II-1941, Diem 370 (SI). CHILE, región de Los Lagos, Chiloé, Isla Grande de Chiloé, Abtao, 300 m, 1984, Villagrán 5599 (CONC). Osorno, Río Nauto, 21-II-2012, Larsen 247 (SI). Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26/11/2009, Biganzoli 2210 (SI). Región de Aisén, Aisén, Ruta 7 entre La Junta y Puyuhuapi, 190 m, 26/11/2009, Biganzoli 2223 (SI).

OBSERVACIONES

Diem & Lichtenstein (1959) describen los indusios de esta especie como no arqueados en la base, lo que la acerca al grupo de *H. pectinatum* y *H. quetrichuense*. Sin embargo, en el tipo de la especie y en el material examinado se observan los soros levemente arqueados en la base, a pesar que los indusios pueden orientarse en el mismo plano que la lámina. Este carácter aproxima *H. umbratile* a *H. peltatum*, diferenciándose esta última especie principalmente porque posee los indusios con el margen entero, dispuestos sobre segmentos cortos y angostamente alados.

En las frondes estériles se observan claramente las nervaduras terminando a una distancia de aprox. 1 mm del margen de la fronde (Diem & Lichtenstein, 1959). El ancho de los segmentos en general aumenta hacia el ápice, alcanza su valor máximo cerca del ápice tomando una forma obovada característica, que contrasta con el ancho de las alas del raquis, mucho más delgadas. En los ejemplares de herbario frecuentemente se observa hacia el extremo de la pinna la lámina revoluta, en el sitio en donde el extremo de la costa se arquea hacia arriba. Se ha observado también, una forma característica de las pinnas fértiles, reflexas, con 4 o 5 indusios sobre segmentos de longitud variable, algo arqueados en su base (ocasionalmente de ápice entero), y con 2 segmentos algo obovados en el extremo de la pinna, que es considerado una forma intermedia de esta especie con *H. peltatum*.

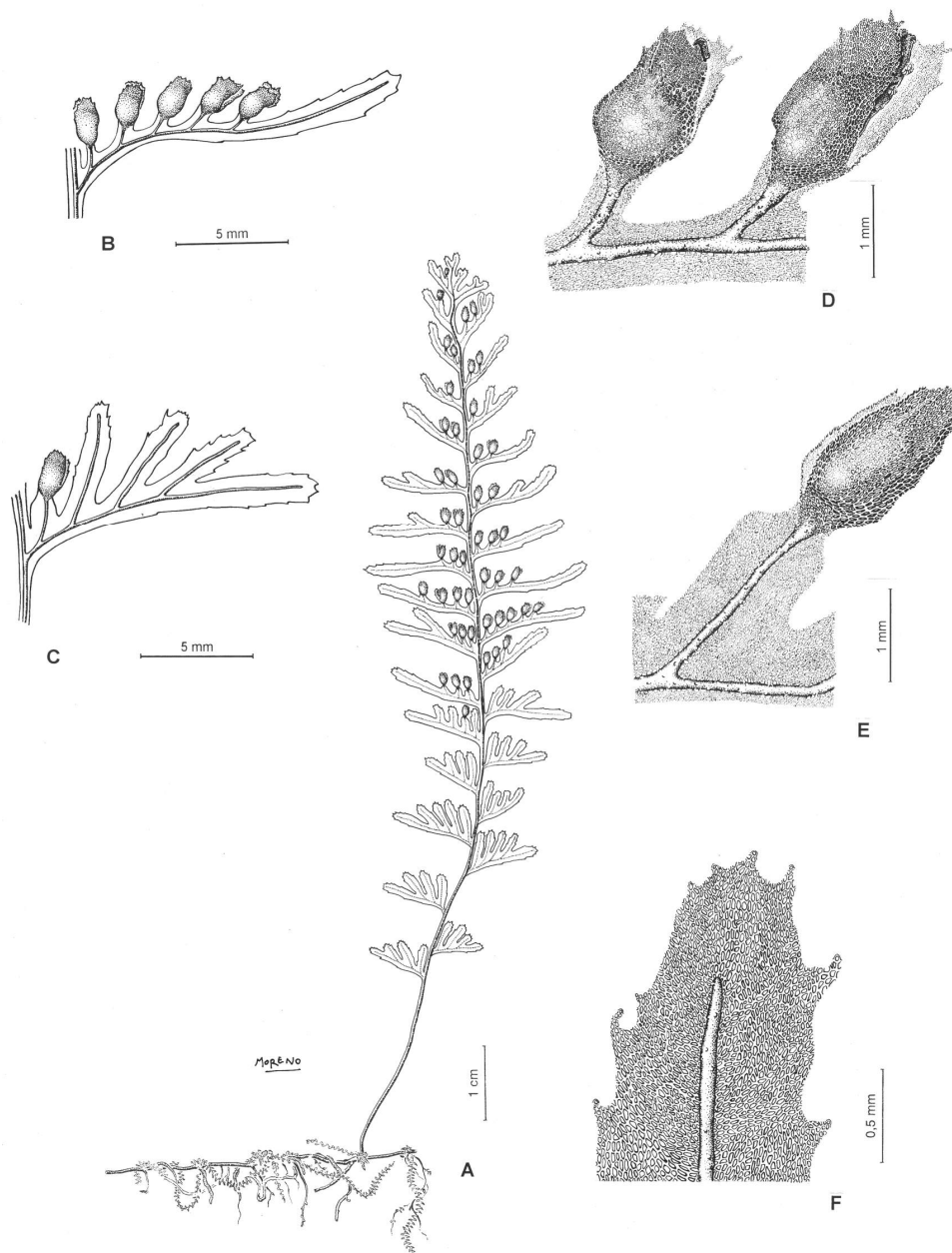


Figura 45. *Hymenophyllum umbratile*. A, aspecto general. B, C, vista de pinnas fértiles. D, E, detalle de indusios. F, detalle del ápice de un segmento.

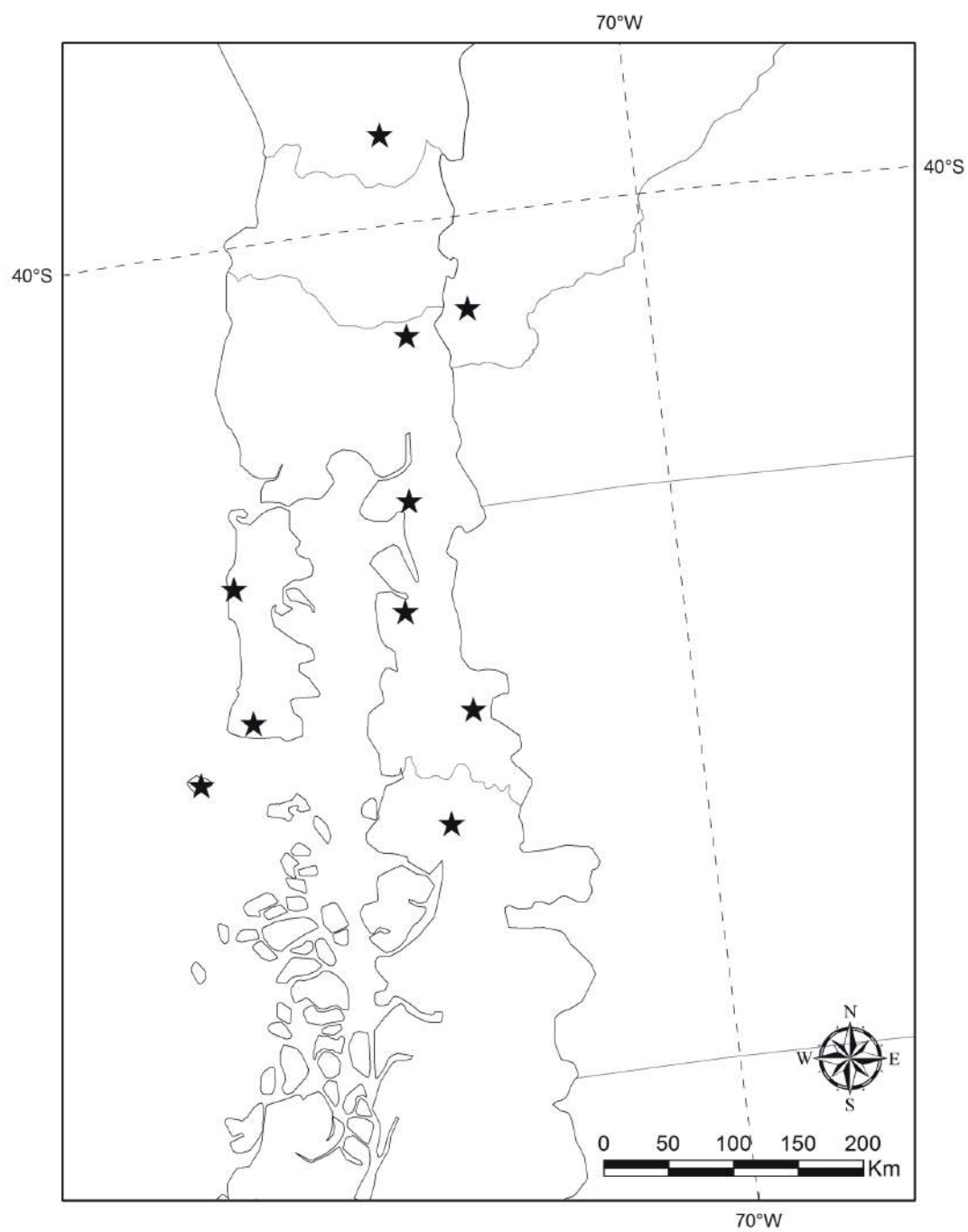


Figura 46. *Hymenophyllum umbratile*. Área de distribución de la especie.

5.8 Subgénero *MECODIUM*

Mecodium C. Presl ex Copel., Philipp. J. Sci. 64: 93. 1937. basado en *Mecodium* C. Presl, Epim.

Bot.: 259. 1849., nom. nud. Especie lectotipo: *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. (= *Trichomanes polyanthos* Sw.) [designado por Copeland, 1937].

Hymenophyllum Sm. sect. *Glabra* Prantl, Unters. Morph. Gefässkrypt.: 54. 1875. Especie lectotipo: *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. (= *Trichomanes polyanthos* Sw.) [designado por Morton, 1968].

Rizomas filiformes, casi glabros, frondes pinnadas a 3-pinnatífidas, elípticas a subdeltadas, margen de los segmentos entero, soros en el extremo de los segmentos, valvas enteras, receptáculos inclusos.

Este subgénero cosmopolita comprende 35 especies y tiene como sinapomorfía un número básico de cromosomas de $X=28$. De acuerdo al criterio de Morton (1968), el subgénero *Mecodium* incluía especies como *H. asplenioides* e *H. caudiculatum*. Sin embargo Hennequin et al. (2006b), plantearon su polifilia dado que estas especies formaron clados separados en el análisis filogenético, y mencionaron caracteres distintivos de los subgéneros que ocupan actualmente.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES

1. Segmentos mayormente conduplicados o involutos con el margen plano.

19- *H. apiculatum*

1'. Segmentos aplanados con el margen ondulado o plano.

2

2. Láminas pequeñas, de 1-4 cm long. Indusios de base y ápice agudos.

22- *H. darwinii*

2'. Láminas en general mayores de 3,5 cm. Indusios de base desde plana a aguda y ápice redondeado, obtuso a ligeramente agudo.

3

3. Láminas angostas, de 0,8-1,5 cm, delicadas, irregularmente lineares a elípticas, segmentos fuertemente ondulados.

23- *H. fendlerianum*

3'. Láminas más anchas, 1,5-7 cm, robustas, ovado u oblongo-lanceoladas a ovado-linear-lanceoladas, segmentos algo ondulados o planos.

4

4. Indusios sobre segmentos soríferos de lámina contraída, dando el aspecto de indusios pedicelados.

20- *H. axillare*

4'. Indusios comúnmente sobre segmentos de lámina no contraída, en general del mismo ancho, mayor, o apenas menor que éste.

5

5. Indusios elípticos u ovados. Segmentos soríferos del mismo ancho o más angostos que el indusio.

24- *H. polyanthos*

5'. Indusios orbiculares, suborbiculares o subflabelados. Segmentos soríferos frecuentemente más anchos que el indusio.

6

6. Follaje algo ondulado o recurvado. Plantas de selvas subtropicales y tropicales.

25- *H. viridissimum*

6'. Follaje plano. Plantas de bosques templados.

21- *H. cuneatum*

19- *Hymenophyllum apiculatum* Mett. ex Kuhn, Linnaea 35: 391. 1868. TIPO: Venezuela, "Edo. Aragua, Colonia Tovar", A. Fendler 32 (lectotipo, aquí designado US00067521!; isolectotipos MO-255685!, GH00021333!, P00170395!, YU000641!). Figura 47.

Rizomas filiformes, ramificados, pardos, de 0,2-0,3 mm diám.; pelos del rizoma rojizos, simples, de 0,3-0,6 mm long, adpresos; **frondes** distantes, de 1,5-3 cm long; **pecíolos** de 0,9-2 cm long, marginados o angostamente alados en todo su largo, con alas caedizas; **láminas** triangulares a oblongo u ovado-lanceoladas, 3-4-pinnatífidas, de 2-2,5 x 1-1,6 cm, glabras; **raquis** oscuro, alado en todo su largo; **pinnas** lanceoladas a romboidales, 2-3-pinnatífidas, de 0,6-1 x 0,4-0,6 cm, simétricas, con la costa flexuosa con poca predominancia, las basales reducidas, cortamente pediceladas; **segmentos** oblongos de ápice obtuso, angostándose hacia el ápice, en general conduplicados o involutos, margen plano a algo sinuoso; **soros** principalmente sobre las pinnas medias y apicales, en el mismo plano de la lámina, terminales sobre segmentos de largo variable, a ambos lados de las pinnas; **indusios** lanceolados o rómbicos, inmersos en la lámina hasta la mitad o menos, de base plana o subaguda y ápice agudo, valvas abiertas hasta la mitad; **receptáculo** cilíndrico, inserto.



Figura 47. *Hymenophyllum apiculatum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna.

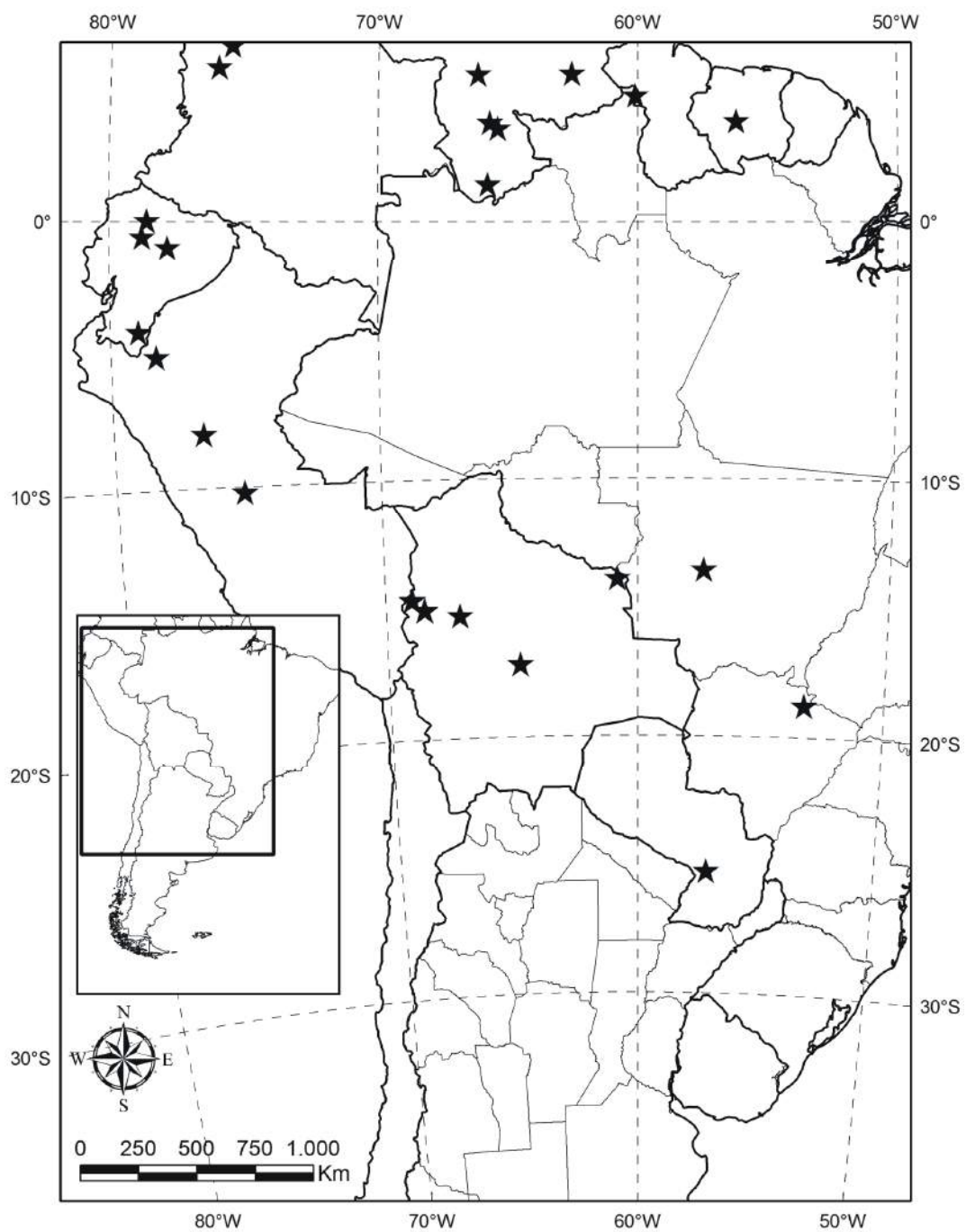


Figura 48. *Hymenophyllum apiculatum*. Área de distribución de la especie.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se distribuye en Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia, Paraguay y Brasil. Habita en las selvas húmedas en los Andes, y ha sido hallada en sitios aislados como cuevas o paredones húmedos en biomas en general más áridos de Paraguay y sudoeste de Brasil (fig. 48).

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BOLIVIA, La Paz, Tamayo, Área Natural de Manejo Integrado Apolobamba, Pauje Yuyo, 940 m, 07/09/2004, Cayola 1097 (CTES). BRASIL, Mato Grosso, Campo Novo dos Parecis, Ponte de pedra, 520 m, 06/10/1996, Windisch 8433 (ICN 164676); Mato Grosso do Sul, Costa Rica, povoado de Lajes, margen da rodovia MS-306, cachoeira no rio Lajes, 500 m, 20/02/1996, Nonato 264a (SPF 137134); PARAGUAY, Cordillera, Tobaty, 22/03/1975, Schinini 10873 (CTES 45509).

OBSERVACIONES

Especie de pequeño tamaño, con los indusios rómbicos y segmentos a veces conduplicados de margen entero. En los ejemplares observados se encontró determinada como *H. polyanthos*, especie afín que se diferencia por ser de mayor tamaño, mas robusta, con frondes de 4-15 cm, y con indusios elípticos, oblongos u ovados. Otra especie afín es *H. darwinii*, de los bosques del sur, que se diferencia por sus pinnas y segmentos notablemente ondulados.

El isoelectotipo depositado en el herbario de Paris, P00170395, contiene una mezcla de plantas, el material más abundante corresponde a *H. fendlerianum* y unas pocas plantas son claramente *H. apiculatum*.

Se designó como lectotipo el ejemplar US00067521, debido a que coincide con el protólogo y presenta el material en buen estado de conservación.

Para una lista sinonímica más extensa véase Tryon & Stolze (1989).

20- *Hymenophyllum axillare* Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 101. 1801[1802]. TIPO: Jamaica, *O. P. Swartz s.n.* (lectotipo, aquí designado, S-R-2956!; sintipos S-R-2954!, S-R-2955! BM000936761!, BM001044780!). Figura 49.

Hymenophyllum myriocarpum Hook., Sp. Fil. 1: 106, t. 37d. 1844. *Mecodium myriocarpum* (Hook.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 25. 1938. TIPO: Colombia, *K. T. Hartweg 1530* (holotipo K000589661; isotipos BM, IT, P00622106!).

Hymenophyllum producens Fée, Cr. Vasc. Brés.: 196, t.71, f. 2. 1869. TIPO: Brasil, “Habitat in Brasilia fluminensi (Serra dos Orgaos)”, *A. F. M. Glaziou 3349* (holotipo P00622163!).

Rizomas filiformes, ramificados, castaño claros, de 0,3-0,45 mm diám.; pelos del rizoma pardo-rojizos, simples, adpresos, paucicelulares, de 1-2,5 mm long., muy escasos, mas densos en las inserciones del pecíolo; **frondes** distantes, de 15-21 cm long.; **pecíolos** castaño claros a oscuros, de 4-5 cm long, con alas caedizas en su mitad superior, glabros; **láminas** ovado-lanceoladas u oblongo-lanceoladas, 3-4-pinnatífidas, de 12-16 x 4-6 cm, glabras; **raquis** oscuro, con alas onduladas, de 0,3-0,4 mm ancho, glabro; **pinnas** linear-lanceoladas, pinnado-pinnatífidas, de 2,5-7 x 0,9-1,4 cm, simétricas, opuestas, en ocasiones las basales subalternas; **segmentos** oblongos a irregulares, de 1,1-1,5 mm lat., ápice emarginado, margen ondulado algo irregular; **soros** sobre toda la pinna, o en la mitad superior de las pinnas medias y apicales, a ambos lados de las mismas, terminales sobre un segmento de largo variable generalmente angostado de manera que parecen pedicelados; **indusios** globosos, orbiculares, en ocasiones algo ovados, no inmersos en la lámina, de base plana o redondeada, y ápice redondeado u obtuso, margen entero o levemente irregular, raramente emarginado, valvas abiertas mas de la mitad, casi hasta la base, con una expansion laminar en general uniforme alrededor del indusio; **receptáculo** cilíndrico, con 8-12 esporangios anclados en el extremo inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se distribuye en México, Guatemala, Honduras, Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil. En Brasil se cita para el Norte (Amazonas) y bajo el nombre *H. myriocarpum* fue citada para el estado de Paraná (Windisch, 2013), y aquí se la ha encontrado también en Minas Gerais y Rio de Janeiro (fig. 50). Epífita.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Minas Gerais, Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, Alto dos Brejos, 1800 m, 30-III-2005, Condack 329 (RB 413534); idem, 1900 m, 29-X-2004, Condack 299 (RB 407399). Paraná, São José dos Pinhais, Guaricana, 23-V-1984, Oliveira 798 (MBM). Rio de Janeiro, Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, 24-XI-2009, Damasceno 370 (RB).

OBSERVACIONES

Esta especie se asemeja a *H. polyanthos*, la cual se diferencia principalmente por poseer indusios ovado-lanceolados sobre un segmento en general del mismo ancho que éste.

Se designó como lectotipo de *H. axillare* el ejemplar S-R-2956 debido a que posee material abundante y representativo de la especie.

Para una lista sinonímica más extensa véase Tryon & Stolze (1989).

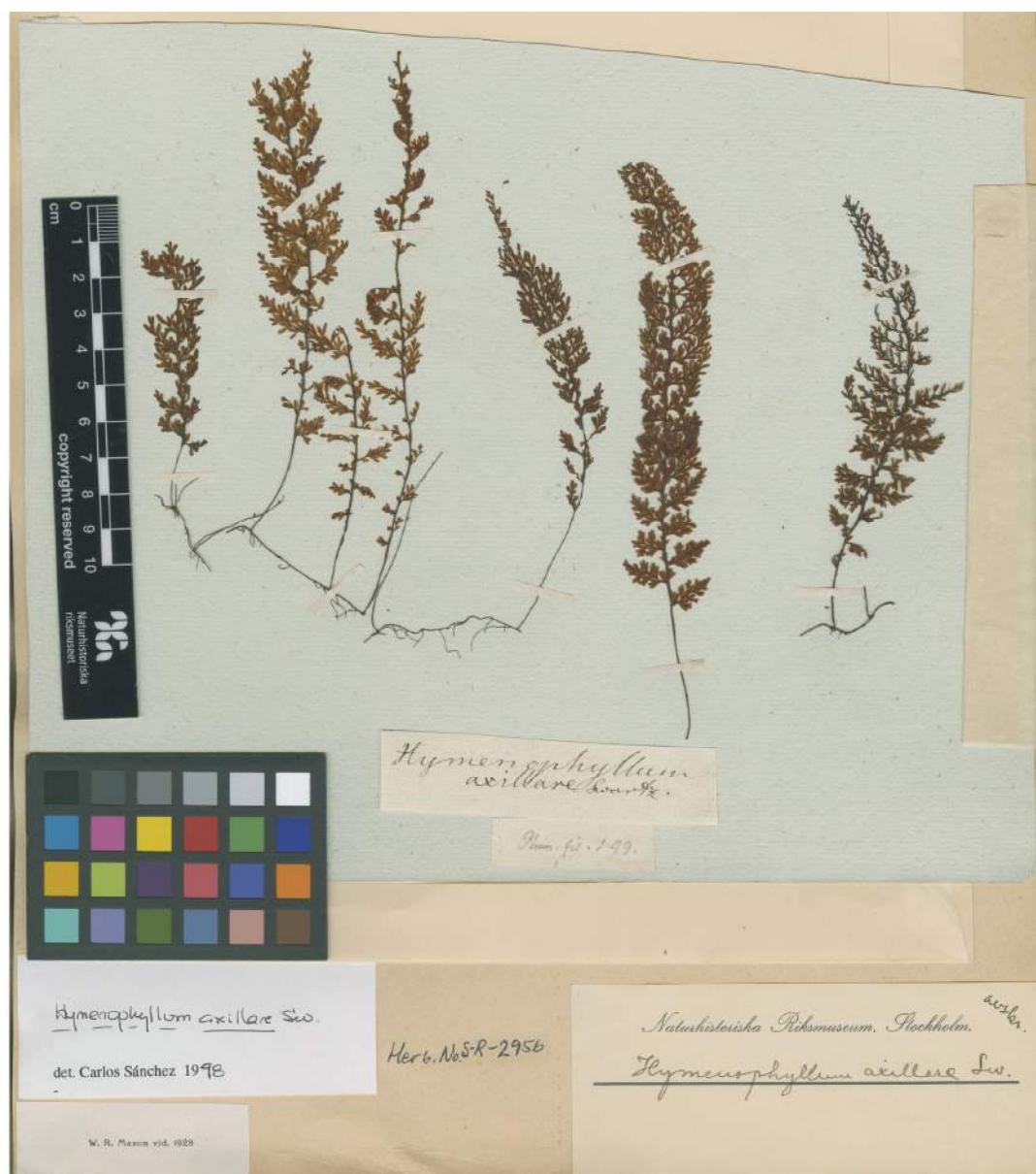


Figura 49. *Hymenophyllum axillare*. Ejemplar tipo.

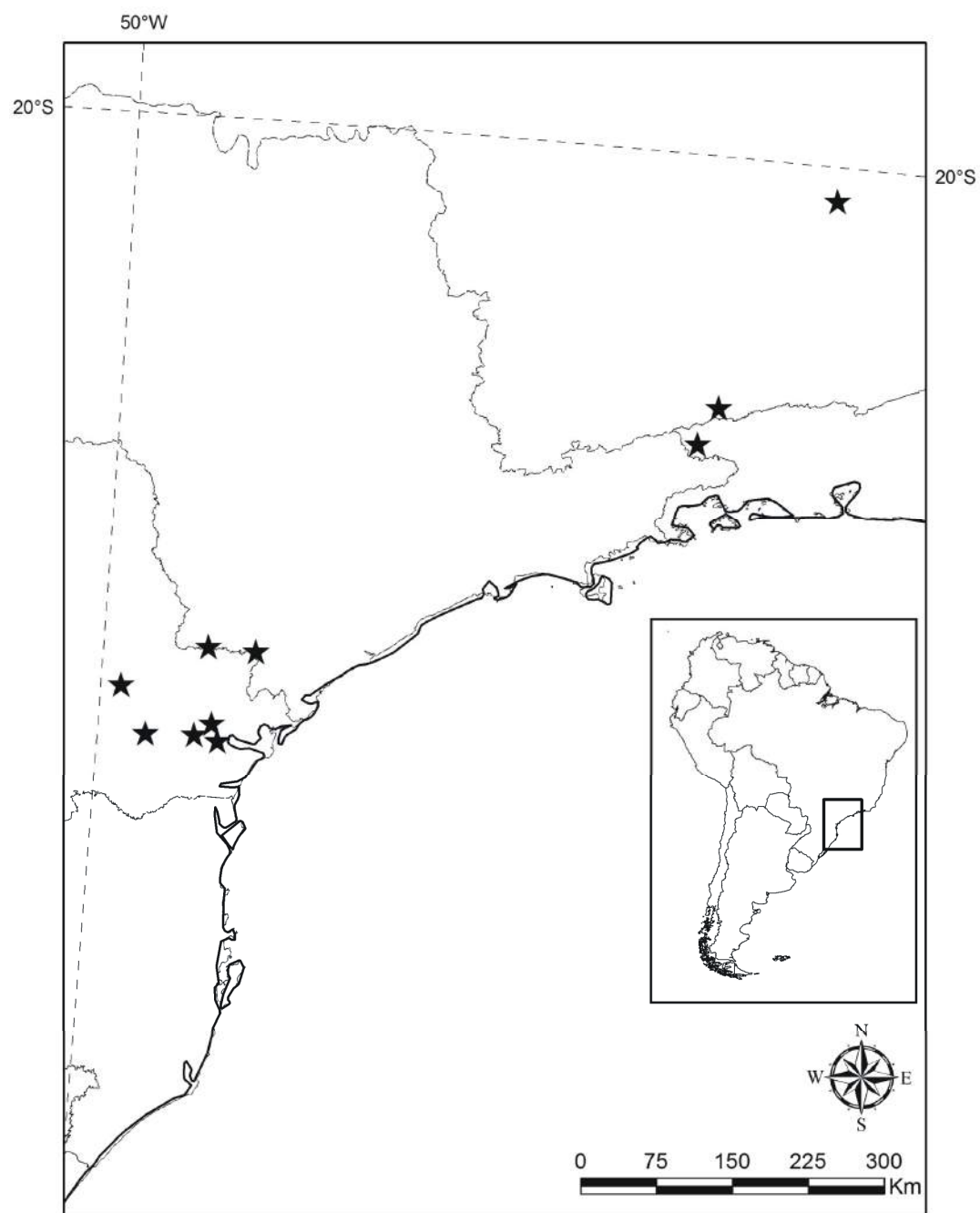


Figura 50. *Hymenophyllum axillare*. Área de distribución de la especie.

- 21- *Hymenophyllum cuneatum*** Kunze, Anal. Pterid.: 50. 1837. *Mecodium cuneatum* (Kunze) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 24. 1938. TIPO: Chile, “In insula Juan Fernández, ut videtur a Bertero (sic) lectum dedit Bory de St.-Vincent”, *C. Bertero s.n.* (lectotipo, aquí designado, P00622194!; isoelectotipo, P00622195!). SINTIPO: Chile, Isla Juan Fernández, “Ex eadem insula misit *H. Cuming*” (no localizado). Figura 51.
- Hymenophyllum cumingii* C. Presl, Hymenophyllaceae: 56, tab 11 A. 1843. TIPO: “Habitat in Chile”, *H. Cuming s.n.* (holotipo OXF00003835, foto SI!).
- Hymenophyllum terminale* Phil., Linnaea 33: 306. 1864, nom. illeg., non Bosch 1861. *Hymenophyllum parvulum* C. Chr., Ind. Fil.: 365. 1905 (1906) nom. nov. para *H. terminale* Phil. TIPO: Chile, Valdivia, “Prope Corral”, *H. Krause s.n.* (holotipo SGO000000526!; isotipo K000589675!).
- Hymenophyllum cuneatum* Kunze. var. *rarifforme* C. Chr. & Skottsberg, Nat. Hist. Juan Fernández 2: 8. 1922. *Mecodium cuneatum* (Kunze) Copel. var. *rarifforme* (C. Chr. & Skottsberg) Kunkel, Nova Hedwigia 9: 255. 1965. *syn. nov.* TIPO: Chile, “Más a Tierra: on the sharp crest separating Valle Anson from Quebrada Damajuana, on the peak”, 365 m, 17-XII-1916, *C. Skottsberg 146* (lectotipo, aquí designado, K000589673!, isoelectotipos US00067530!, BM000936758!, S, foto SI!, UPS, foto SI!, BM, foto SI!). SINTIPO: Chile, “At the road to Portezuelo”, ca. 450 m, *C. Skottsberg 1143* (S, foto SI!).
- Hymenophyllum cuneatum* Kunze. f. *imbricata* C. Chr. et Skottsberg, Nat. Hist. Juan Fernández 2: 8. 1922. TIPO: Chile, Juan Fernández, “Más a Tierra (Robinson Crusoe), Puerto Ingles, the crest of the central ridge”, *C. Skottsberg 1178* (holotipo S, foto SI!; isotipos UPS, foto SI!, BM, foto SI!, US, no visto).

Rizomas filiformes, ramificados, parduscos, de 0,2-0,3 mm de diám.; pelos del rizoma castaños, simples, paucicelulares de 0,3-0,6 mm long., adpresos o patentes, muy dispersos, agrupados en la base de pecíolos y raíces; **frondes** distantes, de 5-13(17) cm long.; **pecíolos** castaño oscuros, de (0,8)3-5(9) cm long., glabros o muy raramente con pocos pelos, con alas caedizas más anchas hacia el ápice, hasta de 0,3 mm lat.; **láminas** ovadas, triangulares a linear-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, de 3,5-9,5 x 1,5-7 cm, textura membranácea, glabras, de color verdoso-amarillento *in sicco*; **raquis** castaño oscuro, glabro, terete, con alas de 0,3 mm lat. en todo su largo; **pinnas** de contorno trapeziforme o triangular, pinnatífidas a 2-pinnatífidas, de 1-3,5 x 0,5-1,2 cm, simétricas, nervaduras, por lo menos en los ápices y las cóstulas poco lignificadas; **segmentos** lineares, de 1-1,3 mm lat., de ápice redondo a emarginado, de margen entero, plano o revuelto hasta algo ondulado, los fértiles en general más anchos que el indusio, o más angostos y ensanchándose notablemente en el indusio; **soros** en el mismo plano de la lámina, principalmente en las pinnas apicales, sobre ambos lados, terminales sobre segmentos simples o bifurcados, iguales o más anchos que el indusio; **indusios** suborbiculares hasta sublabelados,

inmersos en la lámina hasta la mitad, de base subaguda, de ápice redondo a obtuso, el margen entero, abierto hasta la mitad o menos; **receptáculo** filiforme o algo engrosado en el centro o en el ápice (claviforme), hasta globoso, inserto o en ocasiones levemente exerto a la madurez.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie hallada sólo en Chile, en las islas Juan Fernández y en el continente donde se encuentra desde Cunco, en la región de la Araucanía, hasta la región de Magallanes, provincia de Última Esperanza (Isla Virtudes, Isla Piazzzi, etc.) (fig. 52). Se halla epífita, cubriendo densamente las bases de los troncos, en bosques sombríos y turberas, mezclados con musgos u otras especies del género, habitualmente especies raras, como *H. krauseanum*, *H. cruentum*, *H. dicranotrichum*, o también más comunes como *H. pectinatum* o *H. dentatum*, incluso se han observado mezcladas con plantitas de *H. darwinii*. En las islas Juan Fernández se halla epífita de otros helechos, como *Blechnum cycadifolium* J.W. Sturm.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández Islands, Isla Más a Tierra, along the trail from Weber's house to the cordon south of El Tanque, 800 m, 01-III-1939, Morrison 17349 (SI; LIL); Juan Fernández, Más a Tierra, Quebrada Villagra, 17-II-1931, Espinosa 4 (SI 17443); Más Afuera, sin colector s.n. (SI 16516); Más a Tierra: on the sharp of crest separating V. Anson from Q. Damajuana, on the Peak, 365 m, Skottsberg 146 (SGO); Más Afuera, Quebrada Sandalo, en extensión superior, 850 m, 2001, Stuessy 9287 (CONC). Región de Los Lagos, Llanquihue, PN Vicente Pérez Rosales, 273 m, 23-II-2012, Larsen 265 (SI); Volcán Calbuco, 08-II-1937, Barros 193 (SI); Alrededores "Hotel Ensenada", 18-IX-1967, Villagrán 10253 (LP); Saltos del Río Petrohué, 21-II-1963, Diem 3333 (BAB); PN Alerce Andino, sendero hacia el Alerzal milenario, 147 m, 25-II-2012, Larsen 280 (SI). Chiloé, PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 282 (SI). Región de Aisén, Aisén, Ruta 7 saliendo de Puyuhuapi hacia Puerto Aisén, 26-XI-2009, Biganzoli 2224 (SI). Región de Magallanes, Última Esperanza, Isla Virtudes, Canal Elías, Puerto Virtudes, 12-II-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1517) (BAB); Isla Virtudes, Canal Elías, Puerto Virtudes, 09-II-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1435) (BAB); Isla Piazzzi, Caleta Ocasión, Abra Leackey's Reatreat, 17-I-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1037) (BAB).

OBSERVACIONES

Esta especie es muy característica porque posee indusios suborbiculares hasta subflabelados, con la base subaguda u obtusa y el ápice redondeado, follaje en general plano, con margen plano o revuelto hasta algo ondulado. En ocasiones puede resultar dificultosa la separación de *H. cuneatum*, de ejemplares desarrollados de su especie hermana, *H. darwinii*. Ésta última se diferencia principalmente por su follaje ondulado, sus indusios lanceolados con ápice agudo, o una combinación de estos caracteres. Ambas especies se ubican en el subgénero

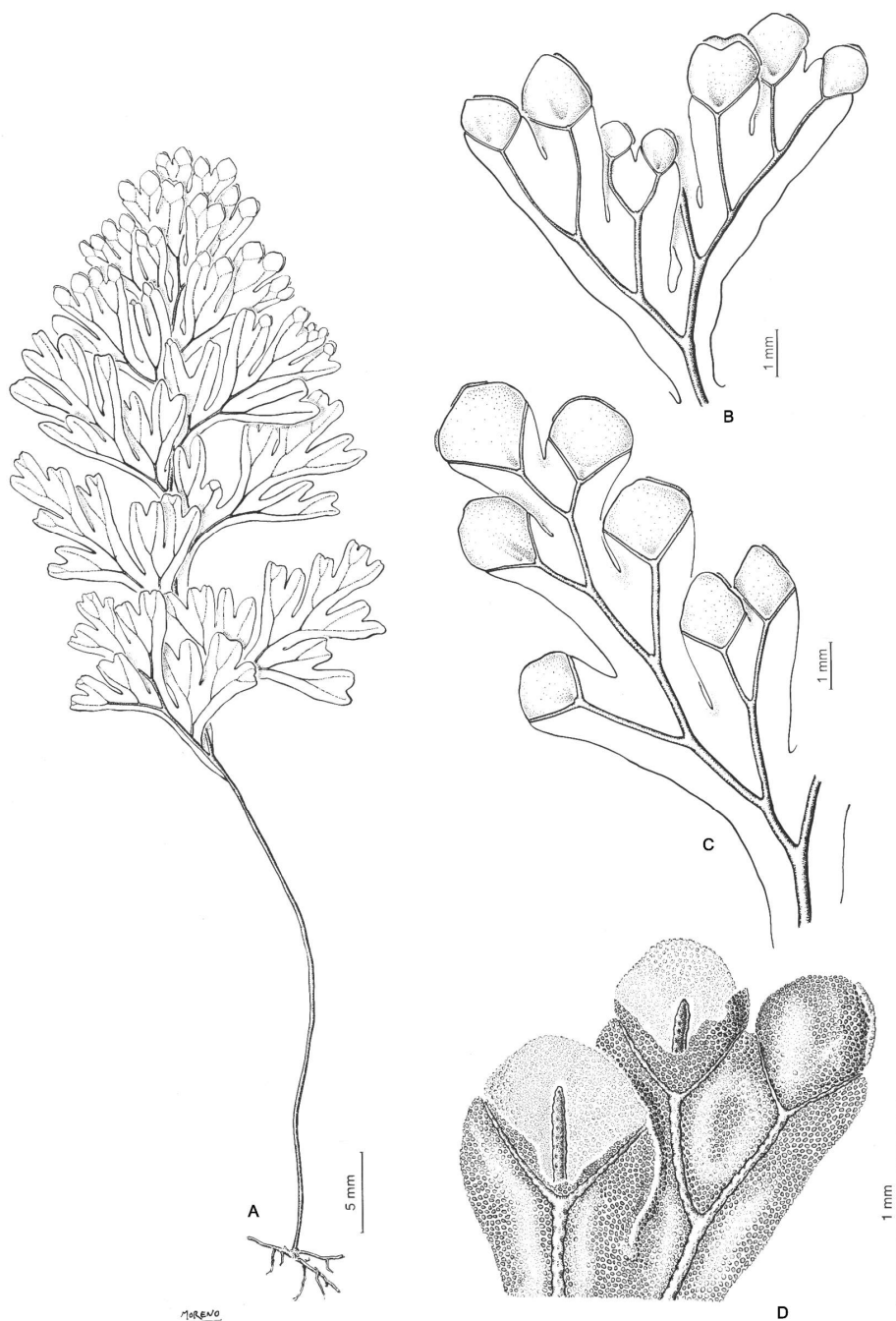


Figura 51. *Hymenophyllum cuneatum*. A, aspecto general. B, C, detalle de pinnas fértiles. D, detalle de indusios y receptáculos.

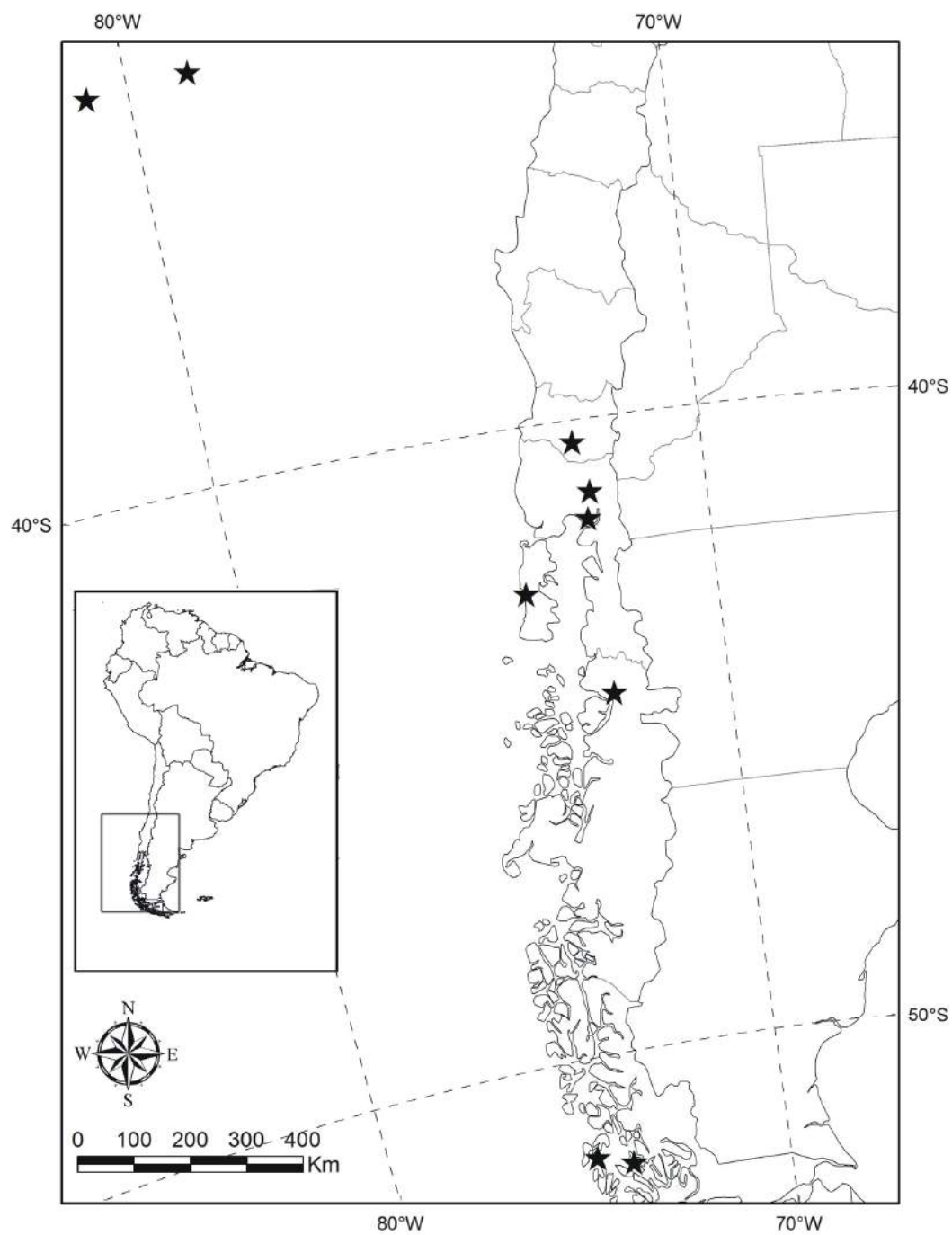


Figura 52. *Hymenophyllum cuneatum*. Área de distribución de la especie.

Mecodium.

Los nombres *Hymenophyllum dichotomum* Cav., de Filipinas, *H. polyanthos* (Sw.) Sw. del Neotrópico e *H. rarum* R. Br., de Australia y Tasmania, fueron usados erróneamente para el material de *H. cuneatum* coleccionado en el sur Chile y en las Islas Juan Fernández, estos taxones no se encuentran en el área estudiada. En las Islas Juan Fernández pueden observarse ejemplares de *H. cuneatum* con frondes de más de 10 cm y los indusios generalmente de forma lanceolada. Estos especímenes de gran tamaño se asemejan a *H. polyanthos*, que sin embargo se diferencia por poseer indusios ovados sobre un segmento de igual ancho o algo más angosto que éste, y una lámina de mayor tamaño (hasta de 13 cm long.).

Aquí se consideran a la variedad *rarifforme* y a la forma *imbricata* incluidas dentro de *H. cuneatum*, sobre la base de que el tamaño de la fronde no es un carácter que tenga validez para reconocer taxones dentro de *Hymenophyllum*. La variabilidad de *H. cuneatum* se debe a que se distribuye ampliamente en diferentes ambientes. Entre otras cosas se han hallado en la misma cartulina muestras de diferentes tamaños, las que podrían atribuirse a distintas variedades como por ejemplo en el ejemplar tipo de *H. terminale* depositado en SGO, pero que corresponden a la misma población.

Se designó como lectotipo de *Hymenophyllum cuneatum* al ejemplar *Bertero s.n.* depositado en P, código de barras P00622194, por incluir el material más abundante y en mejor estado de madurez. Para el nombre *H. cuneatum* var. *rarifforme* se eligió, por ser más abundante, el ejemplar con código de barras K000589673.

22- *Hymenophyllum darwinii* Hook.f. ex Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5 (3): 157. 1863. *Hymenophyllum rarum* R. Br. var. *darwinii* (Bosch) Neger, Bot. Jahrb. Syst. 23: 402. 1897. TIPO: Argentina, “Hab. Tierra del Fuego”, 1833, *C. Darwin* 423 (holotipo K000589674!). Figura 53.

Hymenophyllum skottsbergii C. Chr., Ark. Bot. 10 (2): 21-22, fig. 2. 1910. TIPO: Argentina-Chile, “Tierra del Fuego, Lago Fagnano (Lago Cami), Bahía de la Expedición”, 21-III-1908, *C. Skottsberg* 925 (holotipo S05-5939!; isotipos UPS, foto SI!, P00622178!, US00067703!).

Rizomas filiformes, ramificados, parduscos, de 0,15-0,25 mm de diám.; pelos del rizoma castaños, simples, de 0,3-0,5 mm long., escasos, adpresos; **frondes** distantes, de 2,5-12 cm long. o a menudo varias saliendo desde el mismo punto; **pecíolos** castaño oscuros, muy delgados, de 1-9 cm long., glabros, teretes, no alados; **láminas** ovadas, ovado-lanceoladas a triangulares, 2-3-pinnatífidas, de 1-4 x 0,8-2,5 cm, de textura membranácea, glabras; **raquis** castaño oscuro, glabro, terete, con alas en todo su largo de aprox. 0,3 mm lat., de margen entero, ondulado;

pinnas de contorno trapeziforme, compactas o no, pinnatífidas a 2-pinnatífidas, de 0,8-1 x 0,6-1,3 cm, divididas hacia ambos lados; **segmentos** lineares, de largo variable, fastigiados o no, de 0,8-1 mm lat., ápice redondo o emarginado, de margen entero más o menos ondulado; **soros** ubicados en las pinnas medias y superiores, en el mismo plano de la lámina, terminales sobre segmentos iguales o más anchos que el indusio; **indusios** lanceolados, inmersos en la lámina menos de la mitad, de base y ápice agudos, valvas indusiales de margen entero abiertas más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, inserto, de color oscuro a la madurez.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de los bosques australes de Sudamérica. En la Argentina se la encuentra desde la provincia de Neuquén hasta Santa Cruz y Tierra del Fuego, incluida la Isla de los Estados. En Chile se la ha colectado desde la provincia de Ñuble, en la región del Biobío, hasta la región de Magallanes, en las provincias de Tierra del Fuego y Antártica Chilena (fig. 54). Ha sido más colectado del lado argentino de los Andes, y soporta una gran amplitud altitudinal, llegando hasta los 1200 m s.m. en la provincia de Neuquén. Vive en grietas y barrancas, cerca de ríos o cauces de agua, epipétrico o sobre la hojarasca en descomposición, también es epífita, formando colonias densas, solitarios o mezclados con musgos u otras especies del género.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Neuquén, Lácar, Huahum, 650 m, 30-III-1952, Diem 2109 (SI); Lago Queñi, 810 m, 31-III-1952, Diem 2120 (SI). Los Lagos, Península Quettrihué, costa oeste Lago Nahuel Huapi, Potrero Rincón, 01-VIII-1943, Diem 740 (SI); Brazo Rincón, Península Panguinal, Cerca del camping, cruzando el río Totoral, orilla del lago, 21-II-2011, Larsen 166 (SI); Rincón, camino al paso Puyehue, 900 m, 24-IV-1943, Diem 611 (BAB; SI); Península Quettrihué, arroyo sobre el lago Patahua, 15-X-1939, Diem 15 P (BAB); Puerto Manzano, lote 8, 800 m, 21-VI-1956, Diem 2568 (BAB); Quettrihué, Lago Escondido, 15-V-1943, Diem 638 (BAB; SI); Puerto Blest, desembocadura del Río Bravo, 800 m, 25-X-1947, Diem 1068 (SI); Puerto Blest, Laguna Ortiz-Basualdo, 1200 m, 24-X-1947, Diem 1063 (SI); Brazo Tristeza, Salto Grande de la Laguna Frey, 02-XI-1940, Diem 582 (SI); Península Quettrihué, arroyo al Lago Patahua, 08-X-1944, Diem 864 (SI); Lago Nahuel Huapi, Isla Victoria, Punta Norte, 25-V-1944, Diem 804 (SI); Correntoso, 05-II-1934, Burkart 6304 (SI); Subida al refugio del Cerro Colorado, sobre rocas, 1200 m, 08-VI-1941, Diem 367 (SI); Puerto Blest, Cascada de Los Cántaros, 23-II-2011, Larsen 181 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, sendero que conduce a la Cascada de Los Cántaros, en el borde de un arroyito, 28-VII-2009, Zanotti 150 (SI); Puerto Blest, 27-IV-1942, Diem 353 (BAB; SI); Laguna Frías, camino entre hotel y aduana, ca. 800 m, 30-X-1947, Diem 1098 (SI). Santa Cruz, Lago Argentino, Brazo Spegazzini, frente glaciar que baja del Cerro Heim hacia el SE, 22-III-1953, Vervoorst 4739 (LIL). Tierra del Fuego, Ushuaia, Isla de los

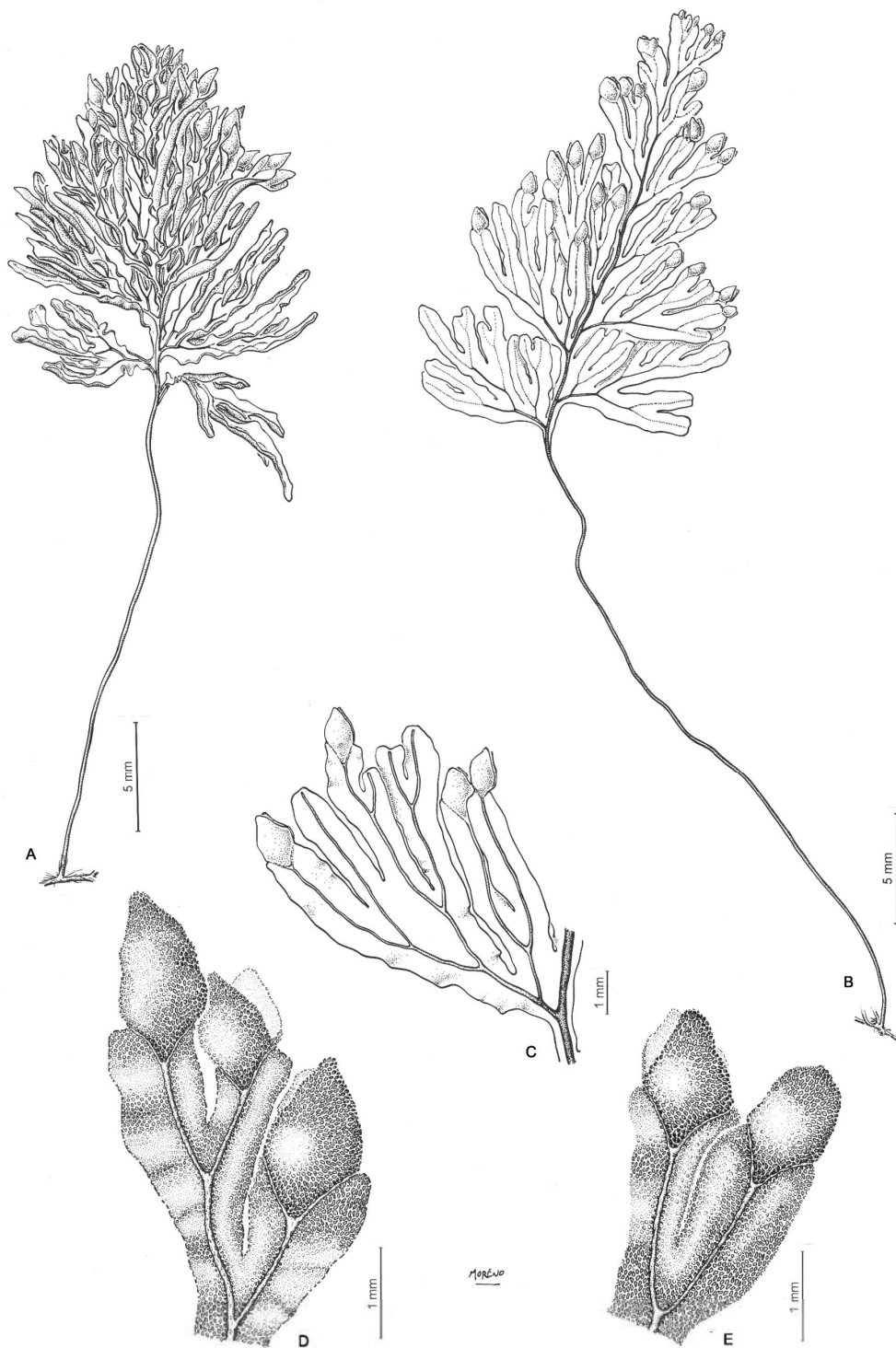


Figura 53. *Hymenophyllum darwinii*. A, B, aspecto general. C, detalle de una pinna fértil. D, E, detalle de los indusios.

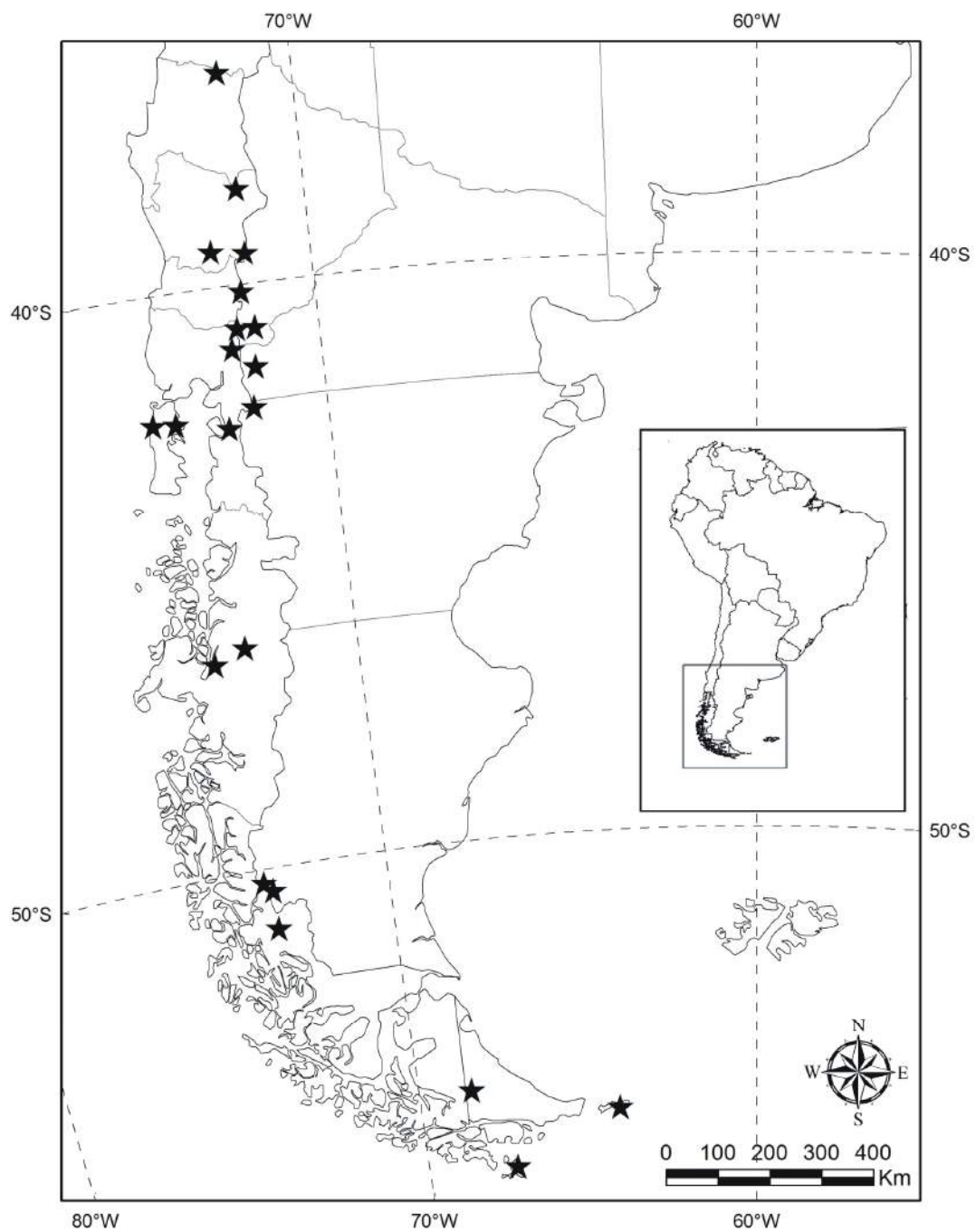


Figura 54. *Hymenophyllum darwinii*. Área de distribución de la especie.

Estados, Puerto Vancouver, ca. 360 m, 28-X-1971, Dudley 1060 B (BAB). CHILE, región de Los Lagos, Llanquihue, Peulla, cerca del tanque de agua, 300 m, 27-X-1947, Diem 1075 (SI). Región de Aisén, Aisén, Laguna San Rafael, 00-II-1999, Teillier 4405 (CONC). Coihaique, Ruta 7 entre Villa Cerro Castillo y Puerto Tranquilo, 570 m, 28-XI-2009, Biganzoli 2253 (SI). Región de Magallanes, Antártica Chilena, Islas Wollaston, Bahía Hately, 100 m, 10-I-1949, Vervoorst 349 (LIL).

OBSERVACIONES

Hymenophyllum darwinii usualmente presenta, a pesar de ser una especie muy variable, indusios lanceolados de ápice agudo. Aunque la forma típica es de pequeño tamaño y follaje ondulado, pueden observarse ejemplares de mayor longitud, siendo estos últimos de difícil delimitación con la especie más afín, *H. cuneatum* (véanse observaciones bajo esta última especie). Otra especie afín es *H. apiculatum* (véanse observaciones bajo esta especie).

Según Diem & Lichtenstein (1959), los ejemplares que crecen a mayor altitud presentan la forma más reducida de su fronde, al igual que los que habitan a mayores latitudes (de donde procede el material tipo).

Algunos especímenes provenientes del extremo sur de América fueron erróneamente determinados como *Hymenophyllum abruptum* Hook., especie de Jamaica (Diem & Lichtenstein, 1959). Del mismo modo *H. brevifrons* Kunze [= *H. abruptum* var. *brevifrons* (Kunze.) Franch.] de Centroamérica fue un nombre erróneamente usado para la Patagonia (Harriot et al., 1889). También se excluye de la sinonimia el nombre *H. wrightii* Bosch, especie de China y Japón citada erróneamente para el área.

23- *Hymenophyllum fendlerianum* J. W. Sturm, in Martius, Fl. Bras. 1(2): 291. 1859. *Mecodium fendlerianum* (J. W. Sturm) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 26. 1938. *Hymenophyllum undulatum* (Sw.) Sw. var. *fendlerianum* (J. W. Sturm) Stolze, Fieldiana, Bot., n.s. 20: 64. 1989. TIPO: Venezuela, Aragua, Colonia Tovar, A. Fendler 35 (lectotipo US00067535!; isoelectotipos P00622165!, P00622166!, BM000936763!, BR0000006965655!, BR0000006966010!, B20 0095667!, B20 0095668!); SINTIPO: Venezuela, Tovar, J. W. K. Moritz 450 (BM000936762!, P00622064!). Figura 55.

Sphaerocionium crispum (Kunth) Klotzsch var. *amoenum* Klotzsch, Linnaea 18: 537. 1844 (1845). *Hymenophyllum amoenum* (Klotzsch) J. W. Sturm, in Martius, Fl. Bras. 1(2): 291. 1859. TIPO: “In brittischen Guiana”. R. Schomburgk 1663 (lectotipo, aquí designado, B20 0088218!; isoelectotipos B20 0088219!, B20 0088243!, K000589610!, P00622063!).

Rizomas filiformes, ramificados, parduscos, de 0,15-0,25 mm diám.; pelos del rizoma rojizos, simples, de 0,6-1 mm long., de 3-4 células, cubriendo espaciadamente los rizomas, adpresos; **frondes** distantes, (2,5)9-16 cm long; **pecíolos** oscuros, de 1-2,5 cm long., no alados, con pelos escasos en su base similares a los del rizoma; **láminas** lineares a elípticas, a veces irregulares, 2-3-pinnatífidas, de 8-14(20) x 0,8-1,5 cm, follaje ondulado, glabras; **raquis** oscuro, glabro, alado en todo su largo, o apenas alado en su base y ensanchándose hacia el ápice, alas muy onduladas; **pinnas** lineares a angostamente lanceoladas, las basales reducidas, 2-3-pinnatífidas, divididas hacia ambos lados, de largo variable, dando un aspecto irregular al contorno de la lámina; **segmentos** irregulares, de 0,5-0,8 mm lat., de ápice redondo a emarginado, margen notablemente ondulado; **soros** sobre las pinnas medias y apicales, terminales sobre segmentos cortos bifurcados o no, a ambos lados de la lámina; **indusios** suborbiculares, no inmersos o levemente en el segmento, base plana u obtusa, ápice redondo a eroso, valvas abiertas mas de la mitad, casi hasta la base; **receptáculo** fusiforme, reducido, portando 2 o 3 esporangios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se encuentra en el Sur de México, Mesoamérica, Antillas, Colombia, Venezuela, Surinam, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil (Mickel & Smith, 2004). En Brasil se encuentra en los estados de Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná y São Paulo (fig. 56). También citada para Amazonas, Bahia y Roraima (<http://www.splink.org.br>). Epífita, hallada a aprox. 100 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Espírito Santo, Cachoeira do Itapemirim, Vargem Alta, Correyo d'Ouro, 600 m, 23-V-1949, sin colector s.n. (ICN 1785). Minas Gerais, Municipio de Ouro Preto, Vila, 14-IV-1909, Damazio s.n. (SI 144801). Paraná, Serra do Mar, Porto de Ceína, In silva primaeva ad saxa, 200 m, 20-VI-1934, Jansson 566a (SI). São Paulo, Campos de Jordao, 20-II-1937, Campos Porto 3028 (ICN 1790). Serra do Mar, Rosenstock 379 (SI).

OBSERVACIONES

Especie muy particular por la delicadeza de su lámina, en general linear y angosta, sus segmentos muy ondulados y estrechos, glabros, en general imbricados, lo que le da un aspecto inconfundible a la especie. Esta relacionada con especies del subgénero *Mecodium*, como *H. viridissimum*, la cual se diferencia fácilmente por su mayor tamaño, lámina y segmentos de mayor ancho, y su follaje sólo levemente ondulado. Su aspecto ondulado e intrincado puede generar confusión con *H. crispum*, que se diferencia fácilmente por la presencia de pelos sobre los márgenes y nervaduras.

Se citan aquí los estados de Brasil para los cuales se tuvo oportunidad de observar ejemplares que claramente corresponden a la especie. Se observó un ejemplar determinado

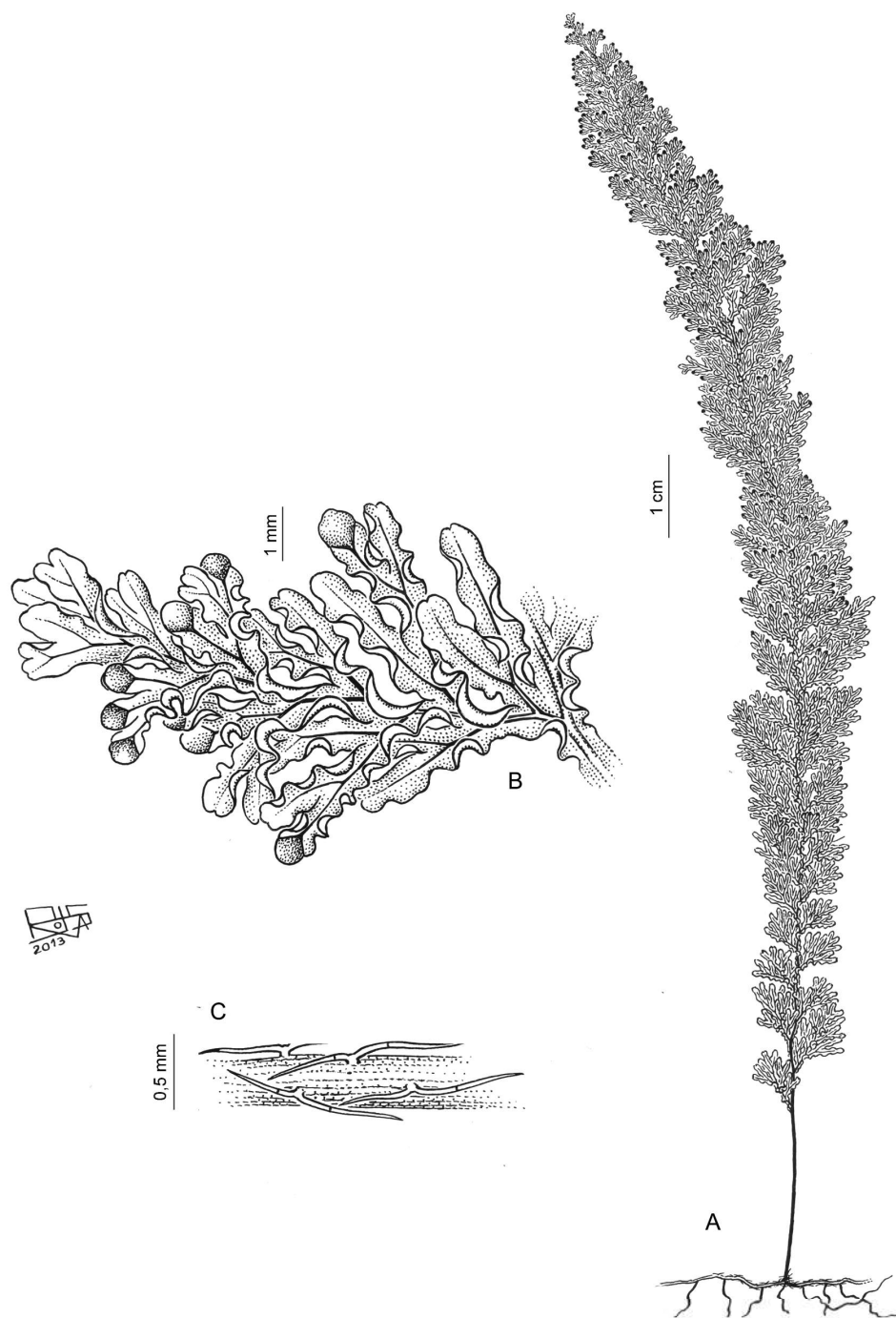


Figura 55. *Hymenophyllum fendlerianum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna fértil. C, fragmento del rizoma.

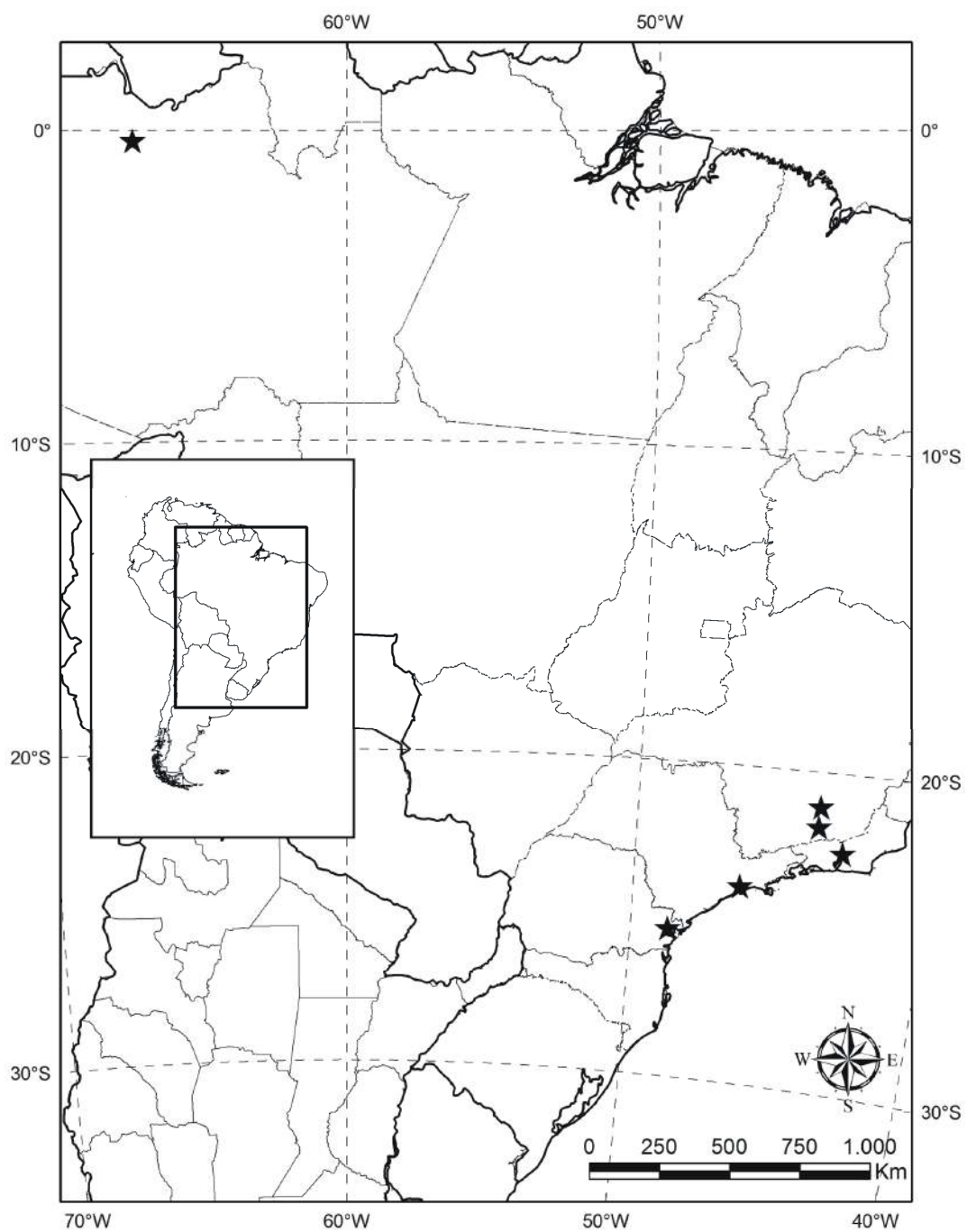


Figura 56. *Hymenophyllum fendlerianum*. Área de distribución de la especie.

como *H. fendlerianum* procedente del estado de Bahia, que no se incluyó porque existen dudas en su determinación. Los estados de Roraima y Amazonas también poseen citas (<http://www.splink.org.br>), y se observó un ejemplar depositado en Rio de Janeiro (HB), procedente de la Sierra de Curicuriarí, Amazonas, que se ajusta a las características de la especie.

Se lectotipificó la especie *H. crispum* var. *amoenum* con el ejemplar B20 0088218, debido a que presenta varias frondes fértiles en buen estado de conservación.

24- *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800 (2): 102. 1802. *Trichomanes polyanthos* Sw. Prodr. 137. 1788. TIPO: “Jamaica”, *O. P. Swartz s.n.* (holotipo S06-1597!; isotipos B-W 20235!, BM000936765!, S-R-2978!, S-R-6211!, S-R-6212!). Figura 57.

Hymenophyllum clavatum Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 101. 1801. TIPO: “Jamaica”, *O. P. Swartz, s.n.* (holotipo SBT10582!; isotipo B -W 20237!).

Hymenophyllum sturmii Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5 (3): 152. 1863. SINTIPOS: Brasil, “Hab. Brasilia (Rio de Janeiro, Sierra dos Orgaos, etc.)”, *C. Gaudichaud s.n.* (no visto), *A. Vauthier s.n.* (no visto), *H. K. Beyrich s.n.* (no visto).

Rizomas rastreros, parduzcos, 0,19-0,35 mm de diám., con pelos simples, septados, adpresos, ferrugíneos, laxamente dispuestos (más densos cerca de la base); **frondes** 4-15 cm; **pecíolos** 0,7-4,8 cm, con pelos sólo en la base similares a los del rizoma, alados, parcialmente alados o no alados; **láminas** ovado u oblongo a linear-lanceoladas, 3-pinnatífidas a bipinnado-pinnatífidas, 3,5-13 x 1,8-3,3 cm, glabras, la base reducida; **raquis** alado, glabro; **pinnas** ovado-lanceoladas, 6-15 pares por fronde, 2-3-pinnatífidas, 0,3-1,8(2,5) x 0,2-1,1 cm, ovadas, ascendentes, con ramificaciones hacia ambos lados; **segmentos** 0,9-1,5 mm de ancho, linear-oblongos, los márgenes enteros, aplanados, el ápice emarginado, con ramificación dicotómica; **soros** repartidos en toda la lámina, terminales, 3-21 por pinna; **indusios** elípticos, oblongos u ovados, ovoides, la base obtusa a ligeramente cuneada, el ápice redondeado a ligeramente agudo, a veces emarginado o premoroso, de 1,3-1,9 x 0,9-1,6 mm, valvas abiertas hasta la mitad o mas; **receptáculos** insertos; **esporangios** 6-15 por soro.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Pantropical. En Sudamérica se lo encuentra en selvas húmedas, como epífita o saxícola, también sobre troncos caídos y como epífita de helechos arborescentes. Fue hallada recientemente en Argentina (Larsen et al. 2010). Según Windisch (2012) la especie se halla en los estados del Norte (Roraima, Amapá, Pará, Amazonas, Tocantins, Acre, Rondônia), Nordeste (Maranhão, Ceará, Pernambuco, Bahia), Centro-Oeste (Mato Grosso,

Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso do Sul), Sudeste (Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Rio de Janeiro) y Sur de Brasil (Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul). En el presente trabajo se observaron ejemplares en los estados de Bahia, Pará, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo, debido al reconocimiento de las entidades *H. viridissimum* e *H. apiculatum* (fig. 58). Sin embargo la distribución debe ser enmendada observando mayor cantidad de colecciones.

ESPECIMENES EXAMINADOS

ARGENTINA, Jujuy, Ledesma, Parque Nacional Calilegua, Río de las Piedras, 1750 m, 02-X-1986, Iudica 340 (SI); Parque Nacional Calilegua, 1602 m, 24-VIII-2010, Martínez 1989 (SI); Parque Nacional Calilegua, descendiendo desde Monolito hacia Mesada de las Colmenas, 1616 m, 05-VII-2010, Larsen 144 (SI); Parque Nacional Calilegua, cerca de Aguada del Tigre, 1630 m, 05-VII-2010, Larsen 159 (SI). Salta, Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, bosque de *Podocarpus* sp., 1600-1700 m, 4-X-1985, Brown 2024 (SI). Iruya, Río Piedra (afluente derecho Río Iruya, 15 km hacia Cortaderas, campamento maderero Pedrasoli), 1120 m, 17-X-1982, Legname 8735 (LIL). BOLIVIA, La Paz, Area Integral de Manejo Integrado Apolobamba, Wayrapata, aprox. 0.5 km del caserío, bosque yungueño subandino pluvial, 1430 m, 16-V-2004, Miranda 293 (LPB). Inquisivi, “Abra Sita”, climbing 1 km to the west of the road between Sita and Licoma Pampa from where it crosses Loma El Abra, 5 km NW of Inquisivi, 3050-3250 m, 22-XII-1989, Marko Lewis 36856 (LPB). BRASIL, Bahia, Camaça, Fazenda Serra Bonita, 9,7 Km W de Camaca na estrada para Jacarecí, daí 6 km SW na estrada para RPPN Serra Bonita e torre da embratel, 835 m, 09-VII-2005, Matos 645 (UPCB 68633). Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, na estrada que passa pela Fazenda São Miguel, em direção à serra, 600-900 m, 13-VII-2005, Matos 671a (UPCB 68646). Minas Gerais, Serra do Itacolomy, 00-00-1936, Badini s.n. (RB); Serra do Cipó, Damazio s.n. (RB 337323); Pará, Belem, 2-I-1928, Ochioni s.n. (RB 20245). Paraná, Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, Trilha da Anta, 13-XII-2006, Matos 1313 (SP 405624). Piraquara, Mananciais da Serra, 07-II-1968, Dombrowski 2862 (PACA 74807). Quatro Barras, Morro Sete, Serra do Mar, 900-1000 m, 9-III-1994, Clark 1201 (SP 374165). Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Rio Bonito de Lumiar, Pousada dos Cristais, 721 m, 01-III-2004, Forzza 2756 (SI 143072). Rio Grande do Sul, San Gabriel, Santa Cruz, Herval do Paredao, 00-00-1905, Rosenstock 158 (SI). São Paulo, Alto da Serra, 00-00-1916, Rosenstock 343 (SI). Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27-VIII-1946, Burkart 17462 (SI); idem, 27-VIII-1946, Burkart 17463 (SI); idem, 27-VIII-1946, Burkart 17459 (SI). Campos do Jordao, divisa com Pindamonhagaba, Serra da Mantiqueira, São Jose dos Alpes, 1600-1700 m, 14-V-1999, Windisch 9163 (PACA 105017). Santa Catarina, Itapoá, 21-IV-1994, Labiak 116 (SP, UPCB).

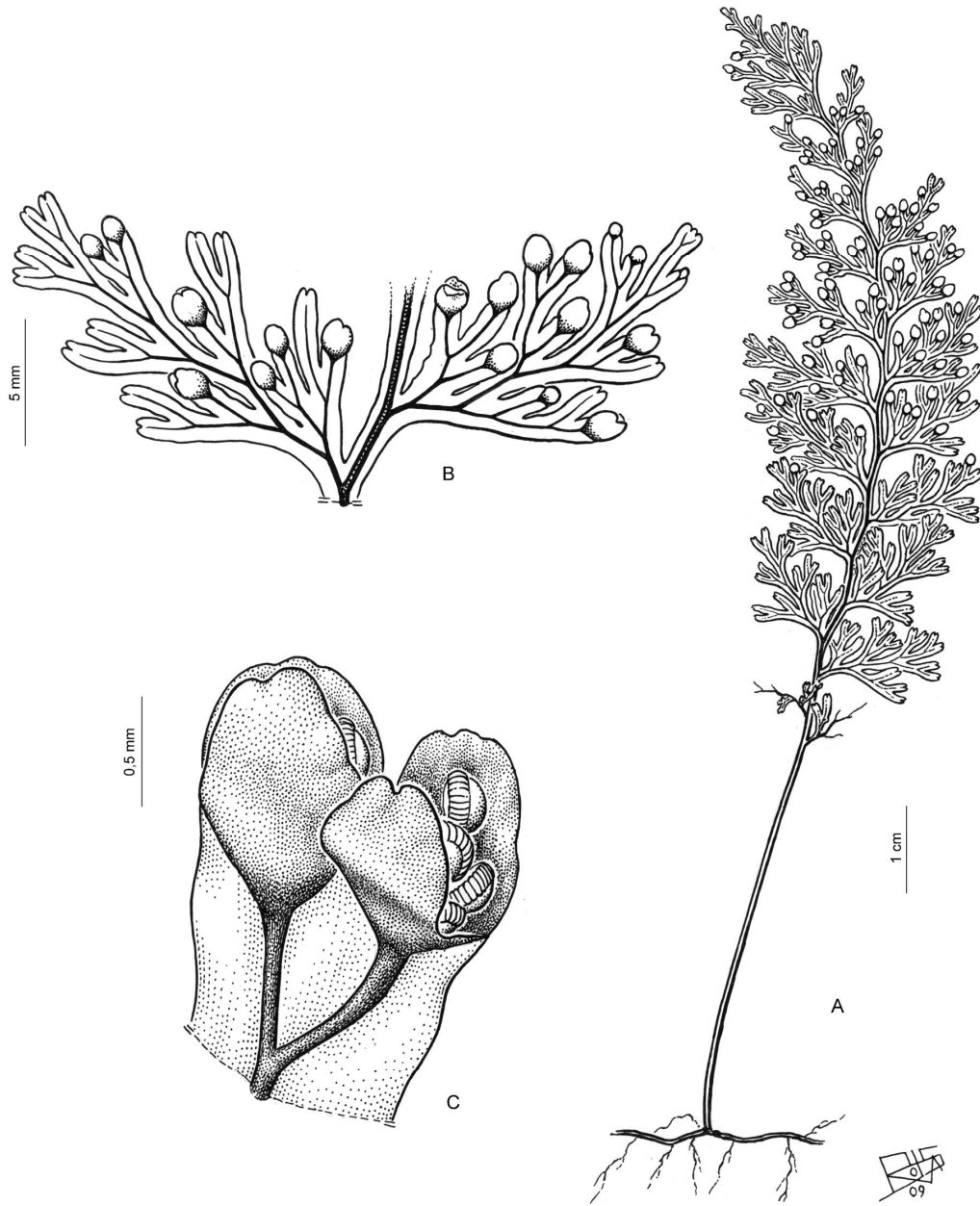


Figura 57. *Hymenophyllum polyanthos*. A, aspecto general. B, detalle de pinnas fértiles. C, detalle de los indusios.

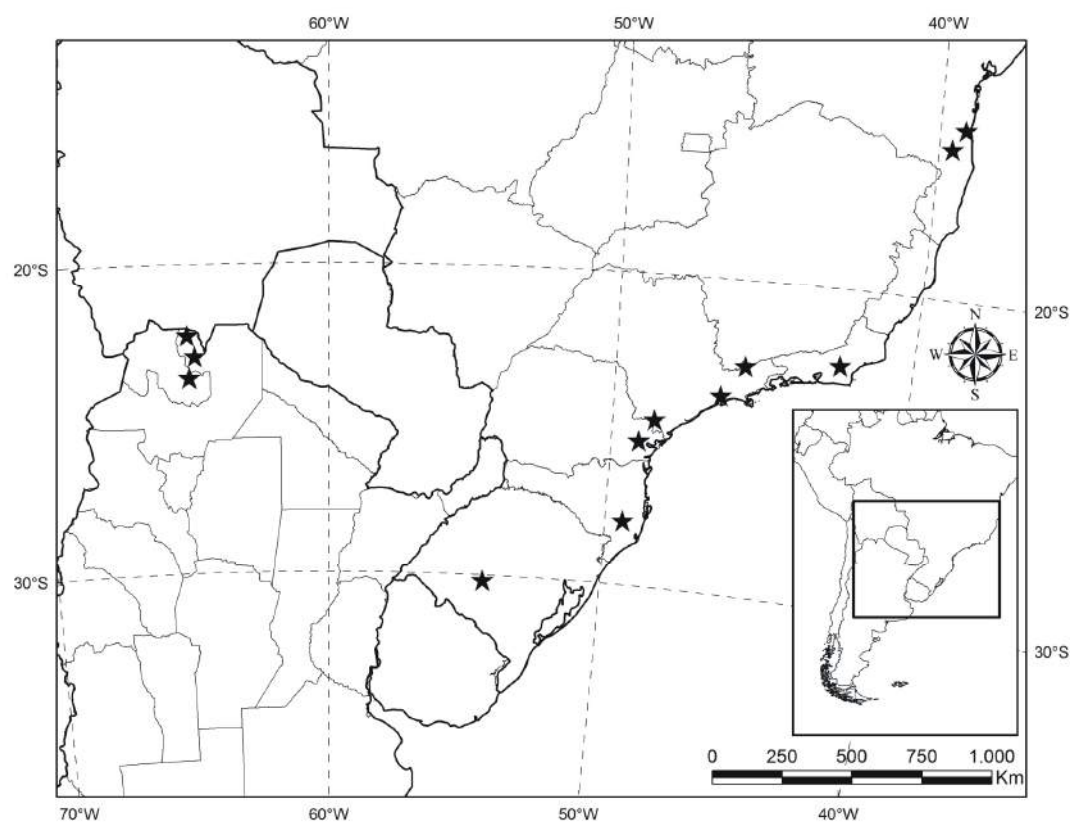


Figura 58. *Hymenophyllum polyanthos*. Área de distribución de la especie.

OBSERVACIONES

Es uno de los helechos tropicales más ampliamente distribuido. Se caracteriza por ser una especie de tamaño medio, follaje plano, con indusios en general ovados o elípticos. Es afín a *H. axillare*, la que se diferencia por el indusio, algo más ancho que largo, sostenido por un segmento notoriamente angostado lo que le da el aspecto de que fuera pedicelado. Las frondes estériles se diferencian por las pinnas, en *H. polyanthos* rara vez se solapan con el raquis y entre sí, y en *H. axillare* pueden ser imbricadas (Larsen et al. 2010). Entre los ejemplares de Bolivia y Argentina se observó cierta variabilidad en la forma del indusio, y en la presencia o no de alas en el pecíolo.

Se separa aquí de *H. polyanthos* a la especie *H. viridissimum*, que se diferencia por presentar indusios orbiculares sobre segmentos en general más anchos que el involucro, y por poseer en general un menor porte la fronde, con follaje ondulado, y pinnas imbricadas.

Hymenophyllum schomburgkii C. Presl, Hymenophyllaceae: 32. 1843. es un *nom. nud.* publicado sin descripción ni material.

Para una sinonimia mas completa véase Mickel & Smith (2004).

25- *Hymenophyllum viridissimum* Fée, Crypt. Vasc. Bresil 1: 194, tab. 49, fig. 3. 1869. TIPO:

Brasil, Rio de Janeiro, “Habitat in Brasilia fluminensi”, A. F. M. Glaziou 2050 (lectotipo, aquí designado, P00637558!; isoelectotipos K000589600!, P00622058!, P00622135!). SINTIPO: A. F. M. Glaziou 1718 (P00622059!). Figura 59.

Hymenophyllum imbricatum Kunze ex Sturm, Fl. Bras. (Martius) 1(2): 287. 1859. non Colenso 1844 ni Blume 1828, hom. illeg. TIPO: Brasil, “Habitat in sylvis aboriginibus ad arbores in prov. Sebastianopolitana”, C. F. P. von Martius et G. H. Langsdorff s.n. (lectotipo, aquí designado, M0210636, foto SI!; isoelectotipo M0210635!); SINTIPO: Brasil, “in Serra de Cubaldo, prov. S. Pauli in terra humida”, G. A. Lindberg s.n. (no visto).

Rizoma filiforme, ramificado, de 0,15-0,3 mm diám.; pelos del rizoma rojizos, simples adpresos, escasos; **frondes** distantes, de 3-22 cm; **pecíolos** oscuros, de 0,4-2,5 cm long, alado o marginado en todo su largo, en ocasiones solo hacia el ápice, con alas caedizas; **láminas** ovado-lanceoladas, ovado-linear-lanceoladas, elípticas o irregulares, 2-3-pinnatífidas, de 2,6-20 x 2-3,6 cm, glabras, follaje en general algo ondulado o sinuoso, en ocasiones conduplicado o revuelto; **raquis** oscuro, alado en todo su largo; **pinnas** ovadas, romboidales, a ovado-lanceoladas, 1-2-pinnatífidas, 1-2,6 x 0,4-1,2 cm, simétricas, en ocasiones, las basales reducidas, imbricadas o no, densamente cubiertas de indusios cuando fértiles; **segmentos** oblongos, de 0,4-1 mm lat., ápice obtuso o redondo, margen entero o levemente ondulado; **soros** sobre pinnas medias y apicales, en el mismo plano de la lámina, terminales sobre segmentos de largo normal, en

ambos lados de las pinnas; **indusios** globosos, orbiculares u ovados, levemente inmersos en la lámina, de base obtusa, y ápice redondo a obtuso, valvas abiertas más de la mitad; **receptáculo** filiforme, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Brasil, colectada en los estados de Espírito Santo, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (fig. 60). Habita entre los 900-2000 m s.m., epífita en selvas sombreadas y húmedas.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Espírito Santo, Itaguaçu, Morro do Caparaó (de Itaguaçu), 1360 m, 17-VII-2007, Labiak 4174 (UPCB 57551). Paraná, Morretos, Pilao de Pedra, 07-V-1961, Hatschbach 8022 (LIL 534704). Bocaiuva do Sul, Serra de Santana, 30-I-1996, Ribas 1088 (FLOR 28055). Piraquara, Morro do Vigia, 900-1100 m, 21-VIII-2005, Schwartzburd 902 (UPCB 56702); Mananciais da Serra, 00-X-1967, Dombrowski 2753 (PACA; CTES); Serra do mar, Carvacho, 13-IX-1911, Dusén 13006 (SI). Rio Grande do Sul, São Francisco de Paula, 03-II-1934, Beuren & Dutra 1673 (LIL 182042). Cambará do Sul, Parque Nacional Aparados da Serra, 22-VI-1980, Waechter 1617 (CTES 192120); Parque Nacional dos Aparados da Serra, 23-VI-1980, Waechter 1624 (CTES 192124); Estação S. Salvador, Rohr 225 (LIL 147221). São Francisco de Paula, 03-II-1934, Maurmann s.n. (SP 50654); Estação S. Salvador, 16-X-1939, Rohr 260 (LIL 135015). Santa Catarina, Lages, Alto da Serra, Encruzilhada, 900 m, 14-VII-1962, Reitz & Klein 13239 (PACA 74852). Bom Retiro, Campo dos Padres, 2000 m, 20-XII-1948, Reitz 3364 (LIL 288562). São Paulo, Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27-VIII-1946, Burkart 17461 (SI). Salesópolis, Estação Biológica de Boraceia, 900 m, 14-II-1999, Labiak 980 (UPCB 57373). Campos do Jordao, 05-II-1937, Campos Porto 3029 (SI 144802).

OBSERVACIONES

Especie característica por su follaje levemente ondulado, sus indusios globosos generalmente orbiculares, sobre un segmento sorífero generalmente más ancho que el involucre. Se acerca a *H. polyanthos*, el cual se diferencia principalmente por sus indusios ovados o elípticos, sobre un segmento sorífero del mismo ancho o más angosto que el indusio, follaje plano, y pinnas no imbricadas.

Esta especie se considera un taxón válido en el presente trabajo, anteriormente ubicado en la sinonimia de *H. polyanthos*.

Se designó como lectotipo de *H. imbricatum* al ejemplar M0210636, debido a que es el más abundante y representativo.

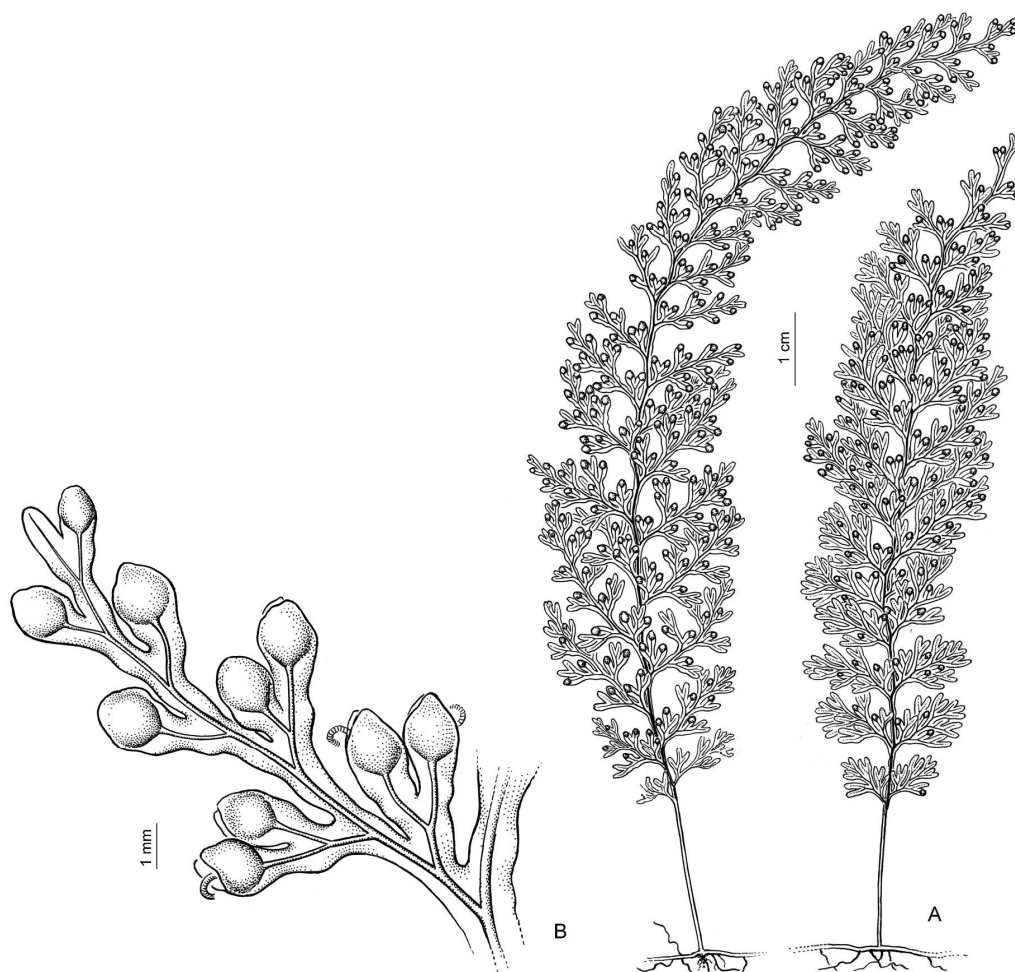


Figura 59. *Hymenophyllum viridissimum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna fértil.

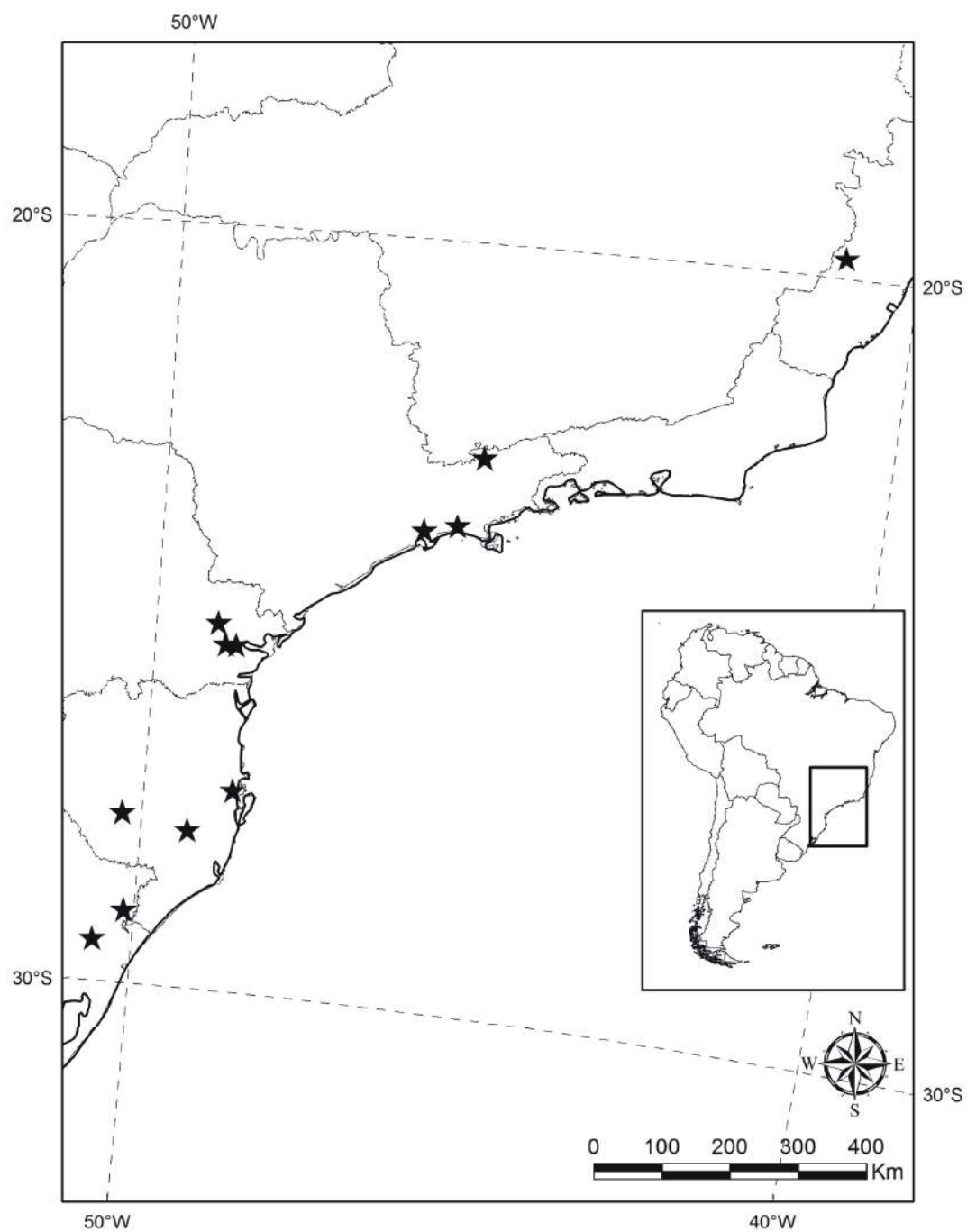


Figura 60. *Hymenophyllum viridissimum*. Área de distribución de la especie.

5.9 Subgénero *MYRMECOSTYLUM*

Myrmecostylum (C. Presl) Ebihara & K. Iwats., Blumea 51 (2): 232. 2006.

Myrmecostylum C. Presl, Hymenophyllaceae: 27. 1843. t. X, f. A. Especie lectotipo:
Hymenophyllum tortuosum Hook. & Grev. [designado por Christensen, 1906].

Ptychophyllum C. Presl, Hymenophyllaceae: 28, tab. XI, fig. E. 1843. *Hymenophyllum* Sm. sect.
Ptychophyllum (C. Presl) C. Chr., Ind. Fil.: XVI. Especie tipo: *Hymenophyllum plicatum*
Kaulf.

Rizomas rastreros, filiformes, cubiertos espaciadamente por pelos de pared gruesa, frondes pinnatífidas a cuadripinnadas, elípticas a subdeltadas, margen de los segmentos entero o aserrado, soros en el extremo de últimos segmentos, valvas enteras o cerradas, receptáculos inclusos, exertos a la madurez.

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES

1. Indusios con ápice entero, agudo a cuspidado, valvas indusiales frecuentemente 3-4-partidas a la madurez. Follaje densamente plegado, margen irregular a dentado.

28- *H. plicatum*

1'. Indusios con ápice dentado o ciliado, valvas indusiales siempre 2-partidas. Follaje levemente ondulado a crespo, margen con dientes o ciliados.

2

2. Indusios elípticos de ápice leve o fuertemente acuminado, terminado en un extremo angostado y trunco, entero o microdentado, con dientes muy cortos y angostos. Margen de la lámina dentado. Pecíolos con ala plana a ondulada, caediza a la madurez.

26- *H. krauseanum*

2'. Indusios oblongos de ápice redondeado, ocasionalmente acuminado, dentados, con dientes más anchos y largos, o ciliados. Margen de la lámina dentado a ciliado. Pecíolos con ala crespa, persistente.

3

3. Margen de los segmentos fuertemente dentado-aserrado. Follaje plano o levemente ondulado. Indusios con ápice agudo a redondeado, dentados o aserrados, sin pliegues laterales y/o dorsales ciliados.

27- *H. magellanicum*

3'. Margen de los segmentos ciliado. Follaje muy ondulado. Indusios con ápice redondeado, a veces apiculado, ciliado, con pliegues foliares laterales y dorsales, ciliados.

29- *H. tortuosum*

26- *Hymenophyllum krauseanum* Phil., Linnaea 30: 208. 1860. *Hymenophyllum magellanicum* (Desv.) Willd. ex Kunze var. *krauseanum* (Phil.) C. Chr., Ind. Fil.: 363. 1906. *Hymenophyllum dichotomum* Cav. var. *krauseanum* (Phil.) C. Chr., Ark. Bot. 10(2): 27. 1910. *Hymenophyllum plicatum* Kaulf. var. *krauseanum* (Phil.) Looser, Revista Universitaria (Santiago) 19: 271. 1934. *Meringium krauseanum* (Phil.) G. Kunkel, Nova Hedwigia 13: 326. 1967. TIPO: Chile, "Prope Corral, portum Valdiviae", *H. Krause s.n.* (holotipo SGO000000522!; isotipo, herbario del Colegio San Pedro Nolasco, no visto). Figura 61.

Rizomas filiformes, ramificados, castaño oscuros de 0,3-0,7 mm de diám., con pelos del rizoma parduscos, lineares o en forma de T, de 0,2-1 mm, más densamente dispuestos en los rizomas jóvenes; **frondes** remotas (distanciadas 1 cm o más), de 8 a 20(22) cm long; **pecíolos** castaño oscuros, 3-7 cm long., glabros, teretes, con alas en todo su largo, más o menos onduladas, de margen entero o contorto, con pelos multicelulares de 0,5 mm o más de largo; **láminas** lineares a ovado-lanceoladas, 3-pinnatífidas, de 6-13 x 4-7,5 cm, de textura cartácea (*in sicco*), glabras; **raquis** oscuro, glabro, terete, con alas tan anchas como el raquis, planas, margen con dientes distanciados rematados en pelos uni a pluricelulares; **pinnas** lanceoladas u ovado-lanceoladas, las basales algo trapeziformes, pinnado-pinnatífidas, de 1-6,2 x 1-3 cm, las basales con el lado acroscópico más desarrollado; **segmentos** lineares a oblongos, de aprox. 1 mm lat., de ápice redondeado o emarginado, el margen con cortos dientes dirigidos acroscópicamente, ubicados a intervalos regulares, a veces rematados en pelos de 1 a varias células; **soros** terminales en casi todos los segmentos simples o bifurcados, en ambos lados de las pinnas, (en ocasiones las pinnas basales estériles), en el mismo plano de la lámina; **indusios** oblongos o elípticos, de base aguda con venillas laterales, inmersa en el segmento, el ápice acuminado terminado en un extremo angostado, trunco, entero o con pequeños dientes lineares de 1,5-2 mm long., valvas abiertas hasta la mitad o más; **receptáculo** filiforme, exerto a la madurez.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Endémica de la región austral-templada de América. En la Argentina se encuentra en Neuquén, en la zona de Nahuel Huapi y en Chubut. En Chile habita al sur de la región del Biobío, hasta la región de Aisén y en las Islas Juan Fernández (fig. 62). Crece en bosques, mayormente epífita, cubriendo escasamente los troncos debido a sus rizomas lagos y frondes distanciadas, también terrestre. Solitario o asociado a otras especies del género.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 576 m, 30-X-2008, Biganzoli 1845 (SI). Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, Arroyo de la toma de agua, 220 m, 17-VI-2002, Vidoz 131 (LP). Neuquén, Lácar, Huahum, 640 m, 30-III-1952, Diem 2115 (SI). Los Lagos, Península Quettrihué, en un arroyo sobre Arrayán, 11-V-1943, Diem 616 (SI); Península Panguinal, Brazo Rincón, 25-IV-1943, Diem 614a (SI); Península Quettrihué, desagüe Lago Escondido, en el pequeño salto, 800 m, 14-VIII-1942, Diem 383 (BAB). CHILE, región del Biobío, Arauco, Isla Mocha, sin colector s.n. (SI 16519). Región de la Araucanía, Cautín, Trailanqui, 10-XI-1929, Gunckel 859/3 (SI). Malleco, Parque Nacional Contulmo, 150 m, 00-X-1974, Rodríguez R. 521 (CONC). Región de Los Ríos, Ranco, Fundo Carrán (Ganadera y Forestal), cerca del lago Maihué, 414 m, 20-II-2012, Larsen 233 (SI). Región de Los Lagos, Chiloé, PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 288 (SI); Queilén, 10-VII-1942, Cárdenas s.n. (SI 109984); Chiloé, Piruquina, 23-VIII-1931, Junge 7/13 (SI); Chiloé, Buaún, 30-I-1937, Barros 250 (SI); Chiloé, Bosque Fdo. Bellavista, Ancud, 23-I-1967, Villagrán 132 (LP). Llanquihue, Peulla, pasando la cascada velo de la novia, 255 m, 22-II-2012, Larsen 255 (SI); Peulla, 200 m, 27-X-1947, Diem 1074 (SI); Casa Pangué, camino al Paso Pérez Rosales, 400-500 m, 21-X-1947, Diem 1045 (SI); Valle Cayutué, Lago Todos Los Santos, 10-III-1926, Herborn 21a (SI); Puerto Varas, sobre troncos en bosques sombríos, 26-I-1909, Hicken 10 (SI 16587); Valle del Río Manso inferior, sin colector s.n. (SI 16520); Maullín, Las Chilcas, 29-I-1952, Klenner s.n. (LIL 391359). Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2203 (SI). Región de Los Ríos, Valdivia, Valdivia, Cordillera Pelada, vertiente occidental, 30-III-1963, de la Sota 2763 (LP). Panguipulli, Camino entre Coñaripe y Liquiñe, Los Añiques, 450 m, 16-I-1976, Marticorena 511 (CTES); Parque Oncol, Sendero Oncol, 516 m, 22-XI-2006, Morrone 5615 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, Leopardo, 13-I-1921, Hicken s.n. (SI 16518); Ruta 7 entre Santa Lucía y La Junta, 94 m, 26-XI-2009, Biganzoli 2220 (SI); Ruta 7, saliendo de Puyuhuapi hacia Puerto Aisén, 26-XI-2009, Biganzoli 2228 (SI).

OBSERVACIONES

Hymenophyllum krauseanum es muy afín a *H. magellanicum*, separándose esta última por el margen de las frondes con dientes más largos, el color de las frondes verde intenso, y principalmente por el indusio de forma oblonga y con dientes notables en el margen.

Hymenophyllum bibraianum J.W. Sturm, Flora 23: 361. 1853. TIPO: Chile, “Porto de Corral zu Valdivia”, *E. v. Bibra?* s.n. (B 20 0100203!). Se considera aquí como un taxón dudoso debido a la falta de certeza sobre el colector de este ejemplar, en la etiqueta el nombre de v. Bibra se encuentra escrito a lápiz con un signo de pregunta.

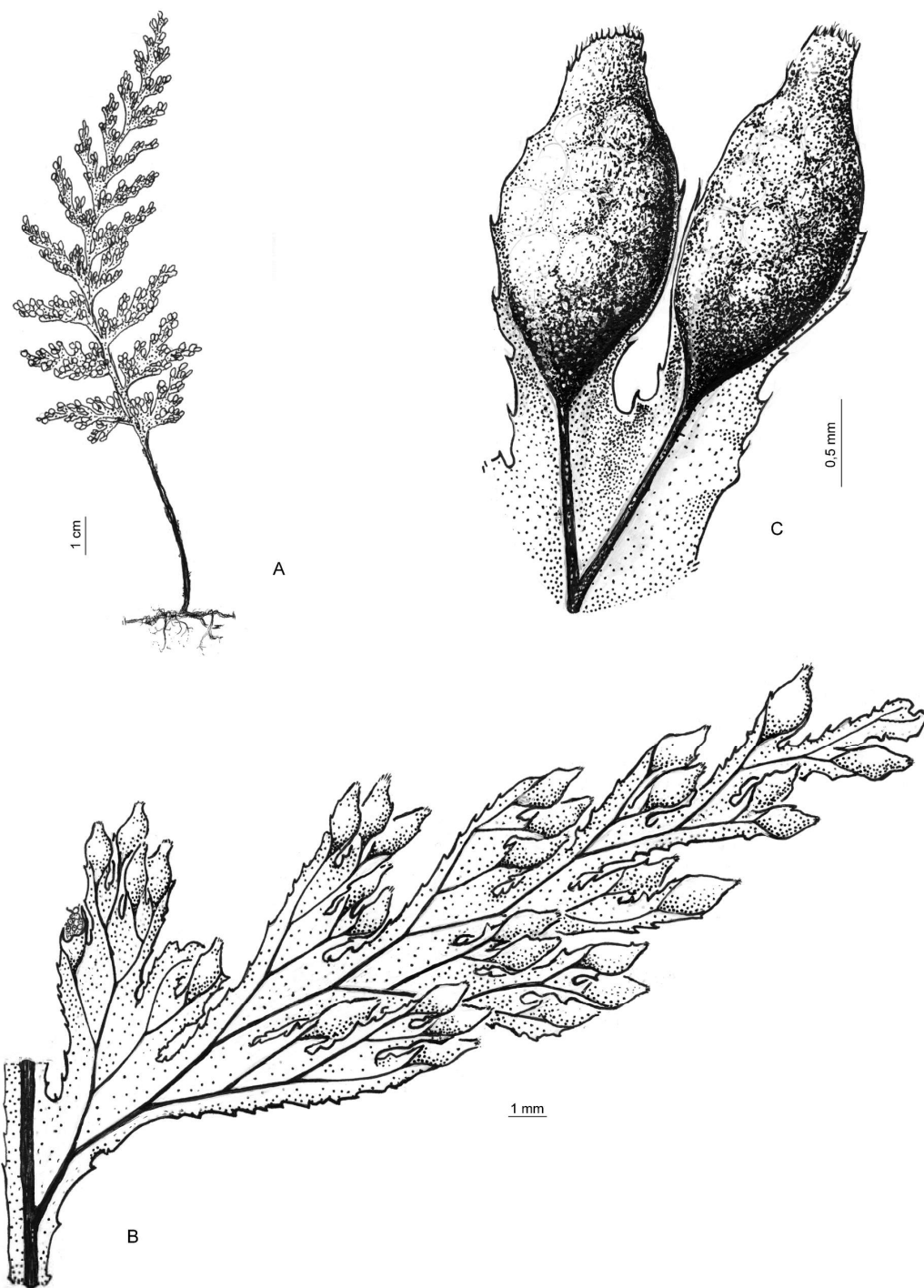


Figura 61. *Hymenophyllum krauseanum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna fértil. C, detalle de los indusios.

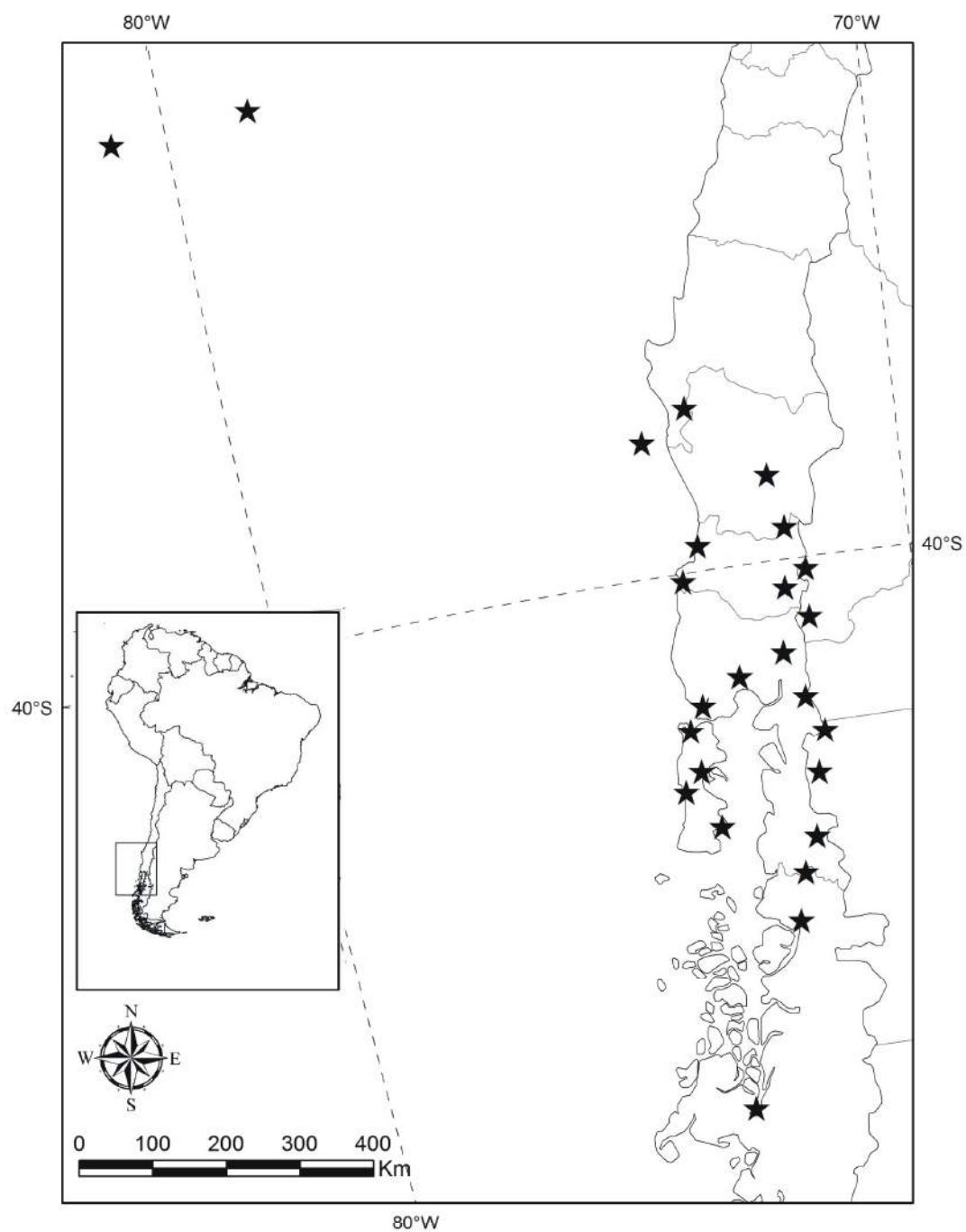


Figura 62. *Hymenophyllum krauseanum*. Área de distribución de la especie.

Sadebeck (1902) y Christensen (1905-1906) ubican a *Hymenophyllum bibraianum* Sturm en la sinonimia de *H. magellanicum*. Sin embargo, la descripción de *H. bibraianum* se ajusta más a las características de *H. krauseanum*, pudiendo mencionarse entre las mismas el color de la fronde verde oliva oscuro (en seco), el raquis bordeado por un ala muy angosta y espinosamente dentada, y los involucros elípticos, de ápice angostado infrecuentemente dentado.

27- *Hymenophyllum magellanicum* (Desv.) Willd. ex Kunze, Bot. Zeitung (Berlin) 5: 226.

1847. *Didymoglossum magellanicum* Desv., Prod.: 331. 1827. (= Mémoires de la Société Linnéenne de Paris 6: 331. 1827). *Ptychophyllum magellanicum* (Desv.) Klotzsch, Linnaea 18: 533. 1844. *Leptocionium magellanicum* (Desv.) Bosch, Ned. Kr. Arch. 4 (4): 384. 1859. *Meringium magellanicum* (Desv.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 45, 96. 1938. TIPO: Argentina-Chile, “Habitat ad terram Magellanicam”, Anon. s.n. (holotipo no localizado; isotipo, B-W 20245, foto SI!). Figura 63.

Hymenophyllum seselifolium C. Presl, Hymenophyllaceae: 52. 1843. TIPO: “Habitat in Chile”, *H. Cuming* 6 (lectotipo, aquí designado, K000589692!; isolectotipos E, BM, fotos SI!).

Hymenophyllum attenuatum Hook., Sp. Fil. 1: 99, lám. 36 B. 1844. nom. illeg., *Leptocionium attenuatum* (Hook.) v. d. Bosch, Ned. Kr. Arch. 4 (4): 384. 1859. SINTIPOS: Brasil, “Hab. Summit of the Organ Mountains”, *Gardner* 5950 (sintipos K000589690!, BM, foto SI!). Chile, “Chiloé”, *H. Cuming* 6 (sintipo K000589692!).

Rizomas rastreros, filiformes, ramificados, castaño oscuros de 0,6-0,8 mm de diám., con pelos delgados, uniseriados, multicelulares de 1,2-1,3 mm long.; **frondes** remotas, erectas, de (9)15-25 cm long.; **pecíolos** de 5-12 cm de largo, castaño-oscuros, glabros, de 0,9-1 mm de diám., con alas en todo su largo, caedizas a la madurez, de 1 mm o más de ancho, irregularmente onduladas, de margen eroso; **láminas** ovadas a triangulares, 3-4-pinnatífidas, de (4)11-17 x (4)7-13 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** oscuro, negruzco, glabro, terete, con alas planas a onduladas, con ciliias marginales de 0,5-1 mm long. **pinnas** ovado-lanceoladas a subtriangulares, 2-3-pinnatífidas, de 2-7 x 1-4,5 cm; **segmentos** lineares a oblongos, de ápice redondeado, 0,7-0,9 mm lat., margen con ciliias de 0,2-0,3 mm long., en ocasiones la célula apical se elonga dando la apariencia de un pelo; **soros** en general subaxilares, dispuestos sobre un corto segmento, a ambos lados de las pinnas, en el mismo plano de la lámina; **indusios** oblongos, en ocasiones ovados, la base redondeada, inmersa en el segmento con venillas laterales, el ápice agudo a redondeado, raramente trunco o apiculado, dentado-aserrado, con dientes, de aprox. 0,15 mm long., cónicos, unicelulares, ubicados en el ápice y en menor cantidad en los costados del indusio, valvas abiertas hasta la mitad de su long. o menos; **receptáculo** filiforme, exerto a la madurez.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. En Argentina se encuentra en Neuquén, Río Negro y Chubut. En Brasil ha sido citada para los estados de Paraná, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Santa Catarina y São Paulo (Windisch, 2013). En Chile se encuentra al sur de la región del Biobío hasta la región de Magallanes y de la Antártica Chilena, y en las Islas Juan Fernández (fig. 64). Es una especie poco común aunque ampliamente distribuida en el área, de hábito terrestre, tapiza el sotobosque en sitios de mucha humedad, extendiéndose sobre el sustrato y la base de los troncos. Esta especie se encuentra también en el sur y sudeste de Brasil, en los estados de Paraná, Rio de Janeiro y Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo. Epífita o epipétrica, habita entre los 800 y los 1600 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Lago Menéndez, Brazo Norte, 02-II-1945, Castellanos s.n. (LIL 114241); Parque Los Alerces en el alerzal, extremo oeste del brazo sud del Lago Menéndez, 11-X-1953, Burkart 19097 (SI). Neuquén, Los Lagos, Península Quetrichué, desagüe Laguna Hua Huan, 800 m, 17-V-1943, Diem 640 (BAB; SI); Lago Nahuel Huapi, Camino Rincón al Paso Puyehue, cascada Sta. Ana, 900 m, 03-IV-1953, Diem 2249 (SI); Correntoso, 05-II-1934, Burkart 6319 (SI); Puerto Blest, camino a cascada Los Cántaros, 784 m, 23-II-2011, Larsen 174 (SI); Puerto Blest, cascada de Los Cántaros, 23-II-2011, Larsen 176 (SI). Río Negro, Bariloche, Puerto Blest, 780-800 m, 20-X-1947, Diem 1041 (BAB; SI); San Carlos de Bariloche, 00-I-1949, Hjerting s.n. (LIL 340796); Brazo Blest, Arroyo Bravo, 09-II-1938, Capurro s.n. (LIL 18374); Pto. Blest, Laguna Frías, 800 m, 12-III-1959, de la Sota 2160 (LIL). BRASIL, Paraná, Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratuva, 03-X-2009, Michelon 515 (UPCB 67387); Parque Estadual Pico Paraná, 1400 m, 29-IX-2007, Pereira 64 (UPCB 69427). Rio de Janeiro, Serra dos Orgaos, Picada Rancho Frío do Rio Paqueta, 1600 m, 23-VIII-1940, sin colector s.n. (ICN 1799). Rio Grande do Sul, Cambará do Sul, Fortaleza, 09-IV-1982, Bueno s.n. (ICN 85307). Santa Catarina, Araranguá, Serra da Pedra, 800 m, 28-XII-1943, Reitz 673 (PACA). Urubici, Morro da Igreja, 1600 m, 24-V-1991 (ICN). CHILE, región de la Araucanía, Cautín, Termas de Palguín, 750 m, 00-I-1953, Ricardi 2387 (CONC). Región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández, 00-X-1872, Philippi s.n. (SI 16058). Región de Los Ríos, Valdivia, Corral, El Bolsón, 150 m, 21-XI-1931, Gunckel 9021 (LIL). Región de Los Lagos, Chiloé, Isla de Chiloé, Queilén, 10-VII-1942, Cárdenas s.n. (Diem 630) (SI); Chiloé, Piruquina, 21-IX-1931, Junge 23/36 (SI). Llanquihue, PN Vicente Pérez Rosales, camino de Ensenada a Ralún, 122 m, 23-II-2012, Larsen 268 (SI); PN Alerce Andino, sendero hacia el Alerzal milenario, 147 m, 25-II-2012, Larsen 278 (SI); Valle Cayutué (Lago Esmeralda), 01-I-1912, Wolffhügel 25 (SI 19953); Boca Río Puelo, 00-I-1916, Espinosa 7 (SI);

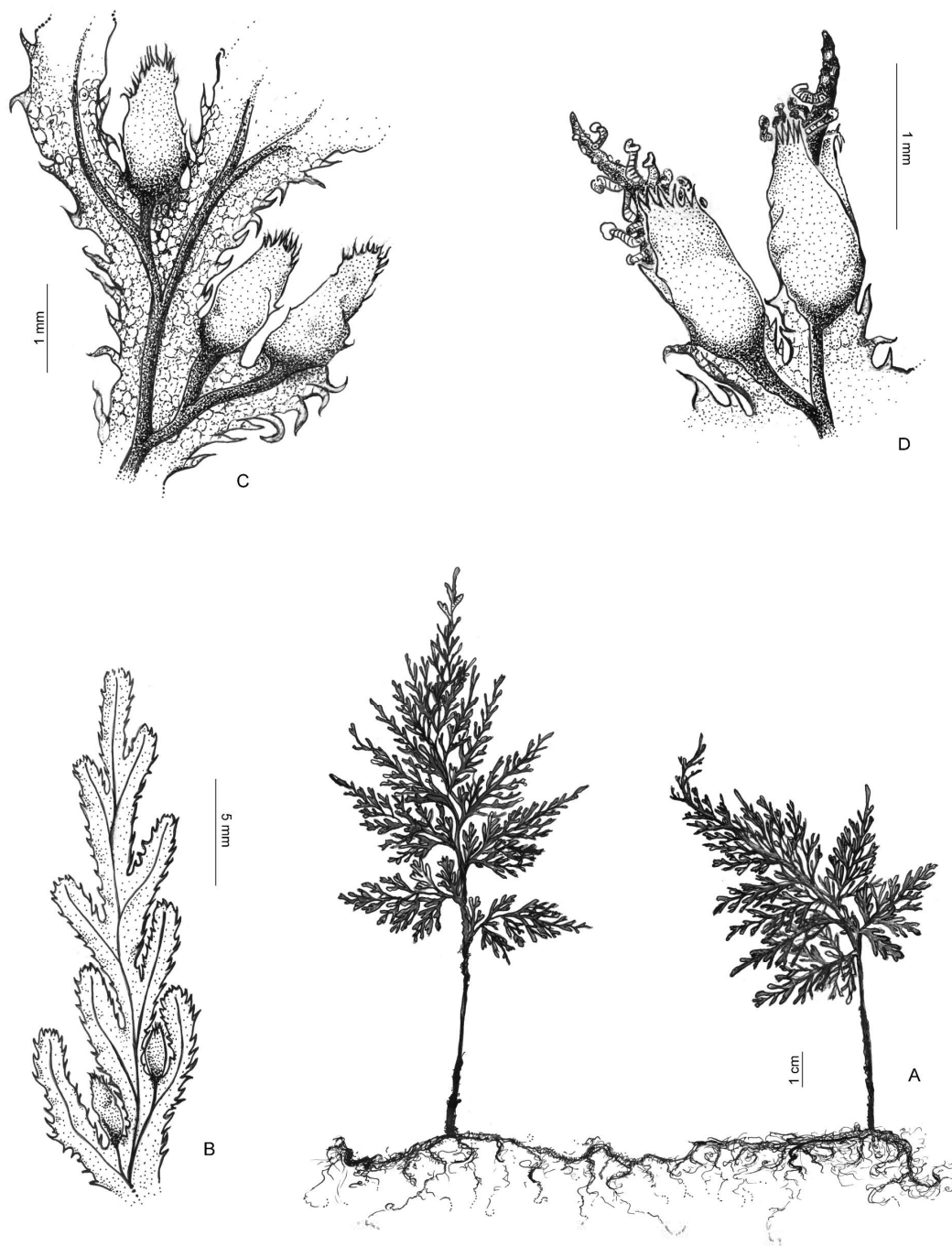


Figura 63. *Hymenophyllum magellanicum*. A, aspecto general. B, detalle del ápice de una fronde. C, detalle de una porción de la fronde mostrando el raquis y la inserción de los indusios. D, detalle de los indusios y receptáculos.

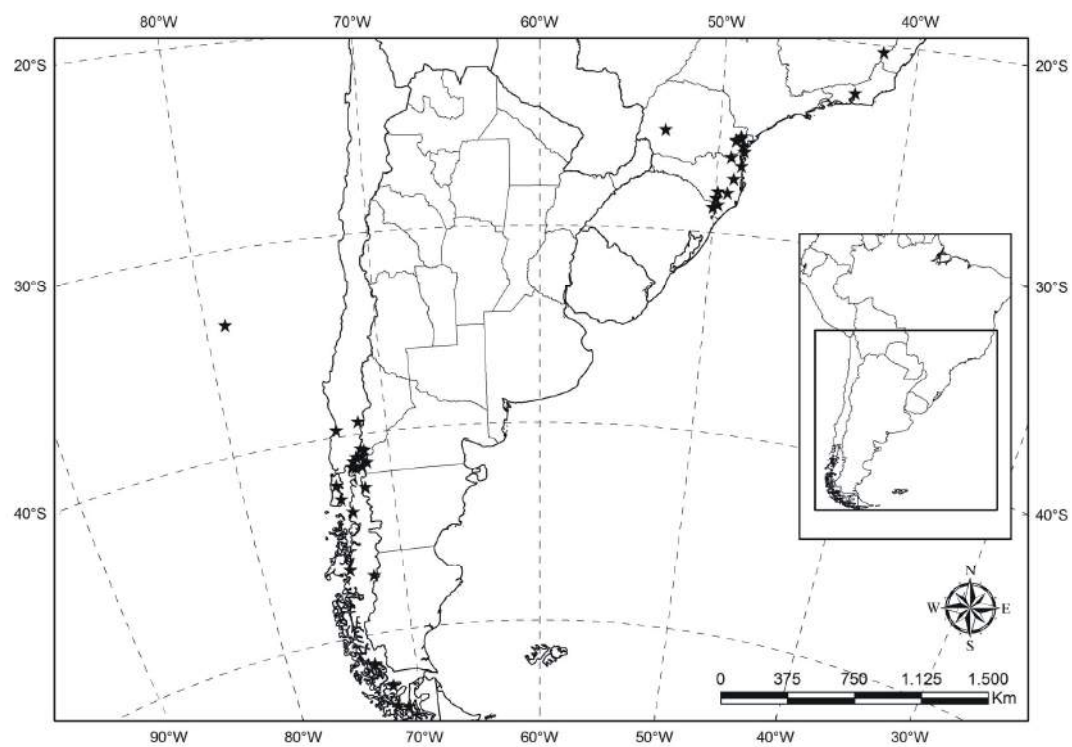


Figura 64. *Hymenophyllum magellanicum*. Área de distribución de la especie.

Casa Pangué, camino al Paso Pérez Rosales, ca. 600 m, 21-X-1947, Diem 1049 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, San Rafael, en el bosque, cascada, 26-I-1921, Hicken 82 (SI 16589); Isla de los Leones, Philippi s.n. (SI 16053). Región de Magallanes, Última Esperanza, Seno Última Esperanza, Puerto Bella Vista, 20 m, 11-I-1977, Moore s.n. (TBPA 1643) (LP); Skyring water, 01-III-1917, Bonarelli 26 (SI). Magallanes, Puerto Gallant, 00-XII-1878, sin colector s.n. (SI 16521).

OBSERVACIONES

La especie más cercana a *H. magellanicum* es *H. tortuosum*, que se diferencia principalmente por su follaje, notablemente ondulado, el margen de los segmentos ciliado, y sus indusios ciliados en ápice redondeado, con pliegues foliares laterales y dorsales ciliados. Otra especie similar es *H. krauseanum* (véase observaciones bajo esta especie).

En el presente trabajo se considera a esta especie geográficamente disyunta, ya que habita en el sur de Argentina y Chile, y en el sudeste de Brasil. Aunque los ejemplares de Brasil presentan ciertas diferencias, principalmente en el menor tamaño de la fronde (9-18 cm), de la lámina (6,5-11 cm), una menor longitud del pecíolo (3,5-5 cm), y el ápice del indusio, siempre redondeado, con pelos más delgados y delicados, son necesarios estudios mas detallados para corroborar si se trata de la misma especie.

Sturm (1858) cita que: “de acuerdo con una nota manuscrita de Presl, bajo la colección de *H. Cuming* 6 se distribuirá la planta *Hymenophyllum seselifolium*”, de acuerdo con esto se designa lectotipo de *H. seselifolium* al ejemplar *Cuming* 6 depositado en K (K000589689), debido a que no fue hallado en PR y PRC, lugares de trabajo de C. Presl. Asimismo este duplicado fue uno de los sintipos usado por Hooker (1844-1846) para describir *H. attenuatum*, por lo tanto este es un nombre ilegítimo (Art. 52 ICN).

28- *Hymenophyllum plicatum* Kaulf., Enum. Filic.: 268. 1824. *Ptychophyllum plicatum* (Kaulf.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 29, pl. 11 E. 1843. *Meringium plicatum* (Kaulf.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 45. 1938. TIPO: “Habitat in Chile”, *L. A. Chamisso* s.n. (holotipo LE, foto SI!). Figura 65.

Hymenophyllum nigricans Colla, Mem. Reale Accad. Sci. Torino 39: 32, Tab. LXII. 1836. TIPO: Chile, “ad arborum truncos in sylvis montanis ins. Juan Fernández” *C. Bertero* s.n. (holotipo TO, foto SI!).

Hymenophyllum quadrifidum Phil., Linnaea 30: 208. 1859-60. *Hymenophyllum plicatum* Kaulf. var. *quadrifidum* (Phil.) Looser, Revista Univ. (Santiago) 22 (1): 110. 1937. TIPO: Chile, “Prope Corral”, *H. Krause* s.n. (lectotipo, aquí designado, SGO000000525!; isoelectotipo SGO000000524!).

Rizomas ramificados, filiformes, pardo oscuros, 0,4-1 mm de diám., con pelos pluricelulares (8 a 17 células), adnatos, simples, delgados, traslúcidos, de 0,9-1,9 mm long., más densos en la parte inferior del rizoma, caducos a la madurez, ocasionalmente pelos adnatos con la base ensanchada; **frondes** de 5-18 cm long., distantes, erectas; **pecíolos** teretes, parduscos o negros a la madurez, de 1,5-9 cm long., glabrescentes, con pelos adnatos de base más o menos desarrollada sobre el lado abaxial en frondes jóvenes, que dejan un rastro al caerse, de 0,5-1 mm de diám., con alas caedizas de borde irregular muy ondulado; **láminas** de 3,5-13 x 1,5-5 cm, ovadas a triangular-lanceoladas, 3-4-pinnatífidas, textura membranácea, brillantes; **raquis** pardusco o negro a la madurez, alado, alas planas o muy onduladas, de borde irregular a laciniado; **pinnas** lanceoladas a ovado-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, 14-26 pares por fronde, de 0,4-2,5 x 0,5-1,4 cm, ascendentes, simétricas; **segmentos** oblongos, ápice redondo, margen irregular a dentado; **soros** en el mismo plano de la lámina, sobre segmentos terminales, 4-54 por pinna; **indusios** de 1,9-2,4 x 1,2-1,3 mm, globosos, elípticos, o elíptico-lanceolados, inmersos menos de la mitad en el segmento, la base aguda, el ápice agudo a cuspidado, glabro, a veces dividido en 3 o 4 valvas, abierto hasta la mitad o más; **receptáculo** filiforme, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de los bosques australes de Sudamérica. En Chile se distribuye desde la región del Biobío, hasta Isla Desolación en la región de Magallanes y la Antártica Chilena. En Argentina se encuentra en la provincia de Neuquén, fue recolectado principalmente en Península Quetrihué y Lago Lacar (fig. 66). Vive en bosques muy húmedos, en general se lo ha visto epífito sobre troncos, asociado a musgos u otras especies del género, aunque también puede ser terrestre o epipétrico. Forman colonias pequeñas y definidas o también pueden extenderse, trepando por los troncos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Neuquén, Lácar, Huahum, 640 m, 30-III-1952, Diem 2114 (SI). Los Lagos, Península Quetrihué, arroyo Puente de Tierra, 28-VII-1940, Diem 122P (SI); Península Quetrihué, Costa Lago Nahuel Huapi, Pto. Ganger, 17-VIII-1949, Diem 1193 (SI). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Juan Fernández, Más a Tierra, Quebrada Villagra, 17-II-1931, Espinosa s.n. (SI 17441); Más Afuera, Quebrada De Las Casas, a lo largo De Caleta, 210 m, 12-VIII-2002, Stuessy 5057 (CONC). Región del Biobío, Arauco, Isla Mocha, Laguna Hermosa, 15-III-1971, Weldt y Rodríguez 1139/434 (LP); Isla Mocha, camino entre La Hacienda y Laguna Hermosa, 15-III-1971, Weldt y Rodríguez 1122/417A (LP). Región de la Araucanía, Cautín, Temuco, 23-I-1937, Barros 262 (SI). Región de Los Lagos, Llanquihue, Volcán Calbuco, 08-II-1937, Barros 263 (SI); Peulla, 200 m, 29-X-1947, Diem 1087 (SI); PN Vicente Pérez Rosales, 273 m, 23-II-2012, Larsen 266 (SI); Valle Cayutué, 01-I-1912, Wolffhügel s.n.

(SI 19950); Entre Ensenada y Petrohué, 16-II-1926, Looser 89h (SI); Lago Llanquihue, Ensenada, 07-II-1937, Barros 261 (SI); Puerto Varas, Ensenada, 50 m, 10-VI-1947, Sparre 1932 (LIL); Faldas Volcán Osorno, 19-IX-1967, Villagrán 10271 (LP). Chiloé, Chiloé, Queilén, 10-VII-1942, Cárdenas s.n. (SI); Chiloé, Buaúm, 30-I-1937, Barros 255 (SI). Región de Los Ríos, Valdivia, Corral, 00-XI-1929, Gunckel 806/3 (SI); Amargos, 16-III-1929, Gunckel 995.3 (SI); Fundo Venecia, Barra del Rio Bueno, 11-X-1936, Hollermayer 1045 (LP); Cuyinhué, 00-IX-1925, Werdermann 1179b (SI; LIL). Ranco, Camino desde Futrono a Lago Ranco por ruta T-55, Puente Caunahué, 20-II-2012, Larsen, C. 226 (SI). Región de Aisén, Aisén, Istmo de Ofqui, 12-I-1921, Hicken s.n. (SI 16526); Isla de los Leones, sin colector s.n. (SI 16525); Ruta 7 saliendo de Puyuhuapi hacia Puerto Aysén, 26-XI-2009, Biganzoli 2226 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie es similar a *H. tortuosum*, la que se diferencia por los indusios oblongos, con pequeños pelos cortos en el extremo y por el margen de las frondes, dentado-ciliado y ondulado, mientras que en *H. plicatum* el margen es irregular a dentado, completamente plegado (característica que le da nombre), y los indusios son elípticos con ápice agudo a cuspidado.

Hymenophyllum dichotomum Cav. es una especie de las Islas Filipinas, siendo errónea la localidad del Tipo: Chile, “San Carlos de Chiloé”, *Née* s.n. (holotipo, MA, foto SI!) que figura en la descripción original (Christensen, 1934; Diem & Lichtenstein, 1959). Hooker (1844-1846) al observar muestras provenientes Chile y Juan Fernández, las consideró, con dudas, similares a la especie de Islas Molucas y Java. Aquí, habiendo revisado los tipos y material adicional de ambos nombres, se excluye de la sinonimia de *H. plicatum* a *H. dichotomum* Cav., especie del Sudeste de Asia.

Leptocionium dichotomum (Cav.) Bosch, es una combinación superflua porque van den Bosch transfiere la especie descrita por Cavanilles, pero no incluye al tipo de Filipinas si no que se refiere a material de Chile. También combina esta especie Presl, con dudas, bajo el nombre *Myrmecostylum dichotomum* (Cav.) C. Presl.

Hymenophyllum quadrivalve Phil. ex Reiche, es un nomen nudum, publicado sin descripción, y sin referencia a ninguna otra diagnosis. Según Looser (1936), se trata de *H. quadrifidum*, siendo *quadrivalve* una variante manuscrita en el herbario. Se eligió como lectotipo de *H. quadrifidum* el ejemplar con código de barras SGO000000525, por ser el ejemplar más abundante y representar mejor la variabilidad de la especie.

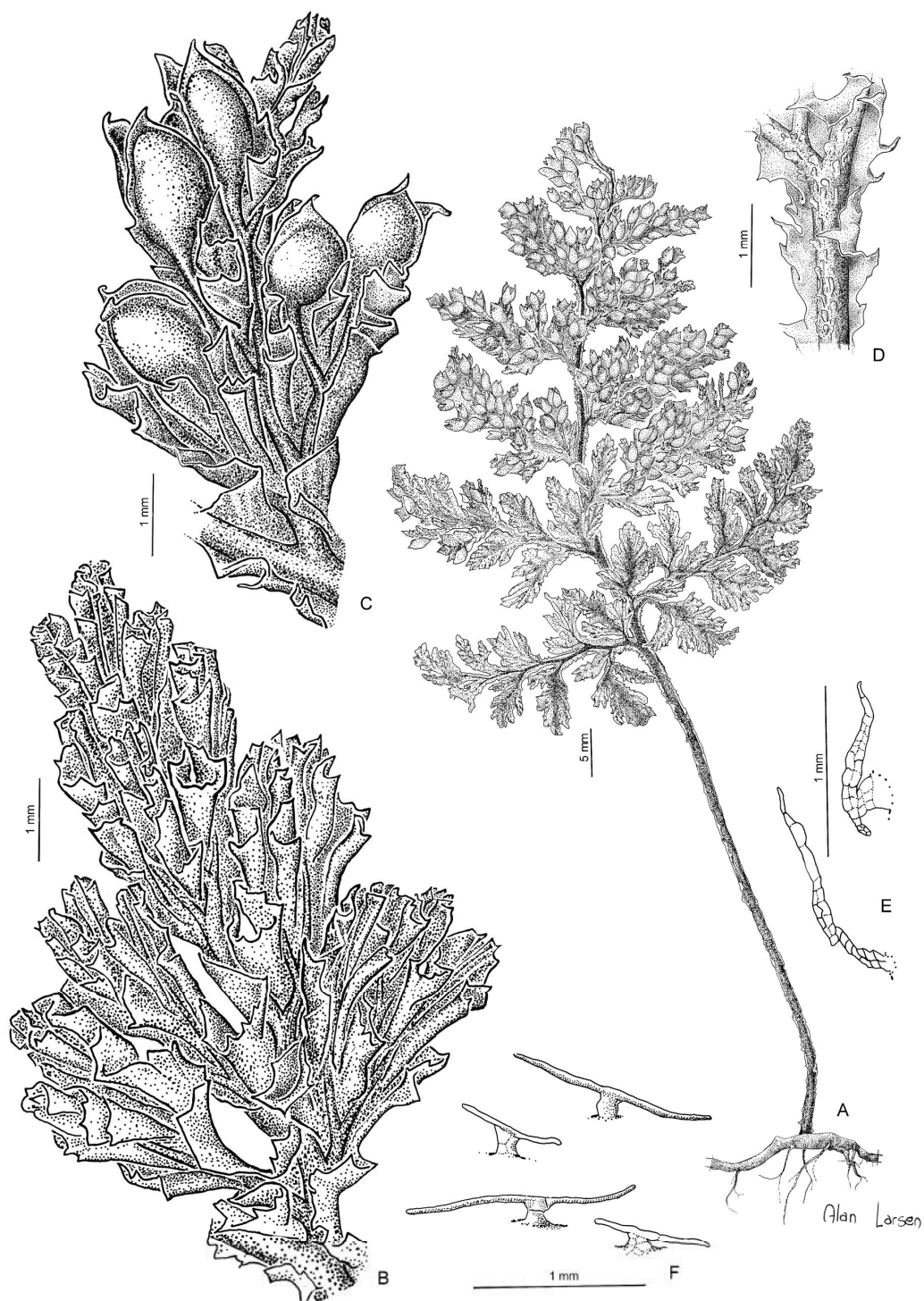


Figura 65. *Hymenophyllum plicatum*. A, aspecto general. B, vista de una pinna estéril. C, detalle de los indusios. D, vista en detalle del envés del peciolo en donde se observan pequeñas expansiones. E, detalle de los pelos del peciolo (en ejemplar joven). F, detalle de los pelos del rizoma.

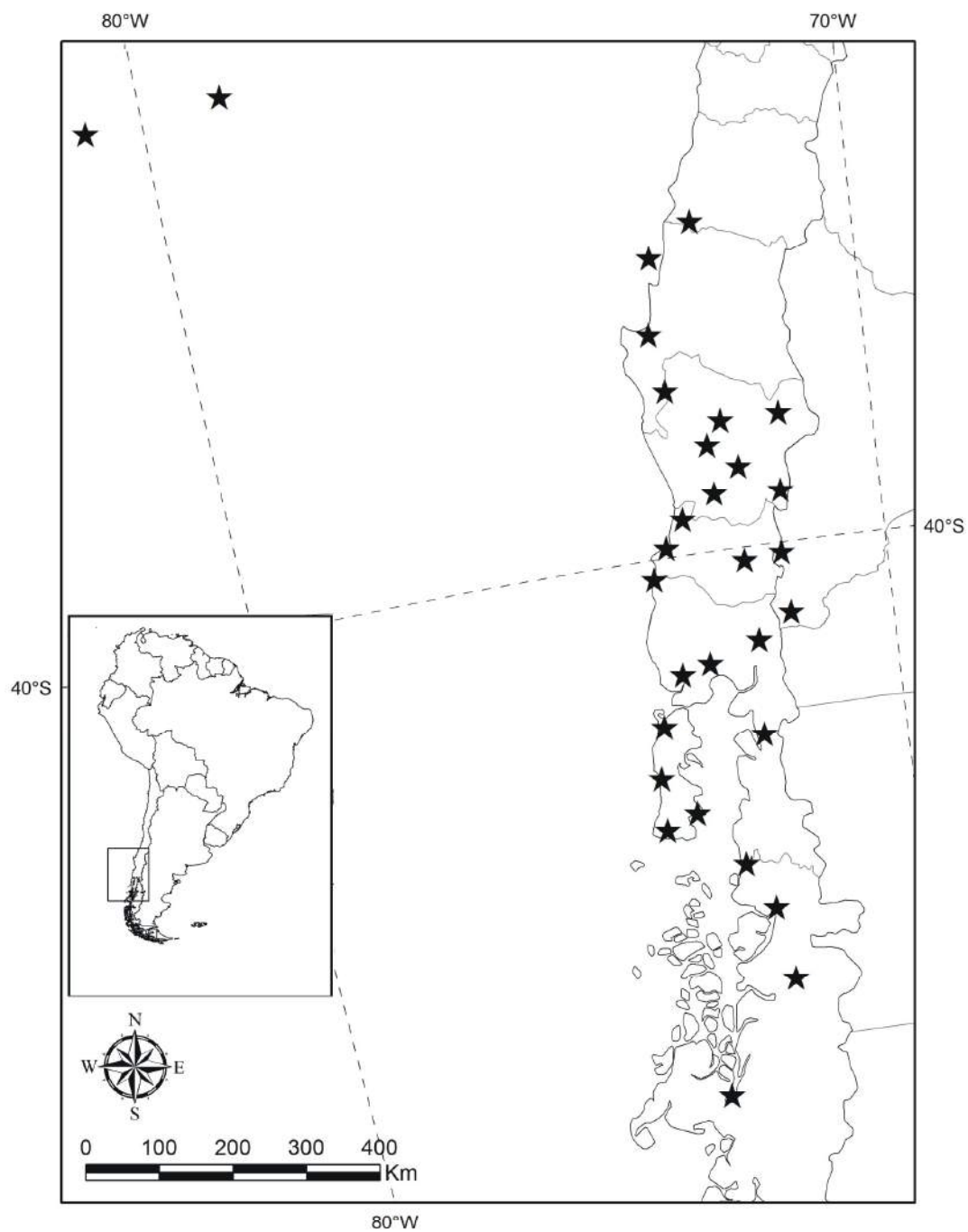


Figura 66. *Hymenophyllum plicatum*. Área de distribución de la especie.

- 29- *Hymenophyllum tortuosum*** Hook. & Grev., Icon. Filic. 2 (7): tab. 129. 1829. *Myrmecostylum tortuosum* (Hook. & Grev.) C. Presl, Hymenophyllaceae 28, t. 10 f. A. 1843. *Leptocionium tortuosum* (Hook. & Grev.) Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 4 (4): 384. 1859. *Meringium tortuosum* (Hook. & Grev.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 45. 1938. TIPO: Argentina, “Hab. Staten Land”, A. Menzies 787 (holotipo K000589705!; isotipos E00215345!, OXF, BM, fotos SI!). Figura 67.
- Trichomanes beckeri* Krause ex Phil., Linnaea 33: 305. 1865. *Hymenophyllum tortuosum* var. *beckeri* (Krause ex Phil.) Espinosa, Revista Chil. Hist. Nat. 39: 439. 1935. TIPO: Chile, Valdivia, “Prope Corral Valdivianorum portum”, H. Krause s.n. (holotipo SGO000000521!).
- Hymenophyllum tortuosum* var. *bustillosii* Espinosa, Bol. Mus. Nac. Hist. Nat 15: 97, lám. 4 a y b. 1936. TIPO: Chile, “Magallanes”, 1859, V. Bustillos s.n. (holotipo SGO, foto SI!).
- Hymenophyllum tortuosum* var. *glomeratum* Diem & J. S. Licht., Darwiniana 11: 683. 1959. TIPO: Argentina, “Neuquén, Parque Nac. Nahuel Huapi, Península Panguinal, Brazo Última Esperanza”, J. Diem 562 (holotipo SI!).
- Hymenophyllum skottsbergii* Gand., Bull. Soc. Bot. France 60: 29. 1913, nom. illeg., non C. Chr. 1910. TIPO: “ins. Falkland, ad West F. Hornby Mountains”, 19-12-1907, C. Skottsberg 861 (holotipo, LY, foto SI!; isotipo, UPS, foto SI!).

Rizomas rastreros, ramificados, castaño oscuros, de 0,3-0,6 mm de diám., densamente cubierto con pelos translúcidos, simples, de 6 o más células, uniseriados, ca. 2 mm long., algunos sobre pies ensanchados que pueden unirse formando alas, raramente en forma de T; **frondes** distanciadas, erectas, hasta de 30 cm long.; **pecíolos** castaño grisáceos, de 5-15 cm long., del mismo diámetro o algo más grueso que el rizoma, con alas laminares en todo su largo, caedizas, fuertemente onduladas, de margen entero hasta eroso, con largos pelos pluricelulares, hasta de 1,5 mm long.; **láminas** de contorno triangular, ovado, u ovado-lanceolado, 3-4-pinnatífidas, hasta de 20 x 10 cm, textura membranácea, glabras; **raquis** terete, oscuro, con alas similares a las del pecíolo aunque menos onduladas; **pinnas** lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, 8-16 por lado, hasta de 8 x 2,5 cm, simétricas, a veces pueden ser muy desarrolladas, raquis secundario con alas de margen dentado-ciliado; **pínnulas** simétricas, rómbicas a flabeladas, de hasta 2 cm de largo; **segmentos** lineares, simples o bifurcados, de 1 mm de ancho, ápice redondeado, margen dentado-ciliado, ondulado; **soros** distribuidos por toda la fronde, en el extremo de los segmentos, en el mismo plano de la lámina; **indusios** oblongos, con dientes o cillas sobre la superficie y los márgenes, valvas abiertas en el último tercio, la base aguda, el ápice redondeado, a veces apiculado, portando un cúmulo de cortos pelos pluricelulares; **receptáculo** cilíndrico, engrosado en su base, exerto a la madurez, con hasta 50 esporangios en su mitad superior.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de los bosques australes, en Chile se encuentra desde Temuco, en la región de la Araucanía hasta la región de Magallanes y la Antártica Chilena, y en las Islas Juan Fernández. En Argentina se distribuye desde Neuquén hasta Tierra del Fuego, Islas de los Estados y las Islas Malvinas (fig. 68). Epífita y terrestre en sotobosque, asociado a musgos y otras especies, como *H. caespitosum*, *H. pectinatum* y *H. peltatum*.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Parque Los Alerces en el alerzal, extremo oeste del brazo sud del Lago Menéndez, 11-X-1953, Burkart 19096 (SI). Neuquén, Lácar, Huahum, cascada Chachín, 750 m, 31-III-1952, Diem 2117 (SI); Los Lagos, Nahuel Huapi, Península Panguinal, Brazo de Última Esperanza, 09-XI-1941, Diem 565 (SI); Península Quettrihué, 12-V-1945, Diem 945b (SI); Nahuel Huapi, Península Quettrihué, Lag. Patahua, 800 m, 09-III-1959, de la Sota 2162 (LIL); Parque Nac. Nahuel Huapi, Isla Victoria, punta Norte, 06-II-1952, Boelcke 6302 (SI); Correntoso, 05-II-1934 Burkart 6317 (SI); Puerto Blest, Laguna Ortiz-Basualdo, 24-X-1947, Diem 1060 (SI); Brazo Blest, Arroyo Bravo, 09-II-1938, Capurro s.n. (LIL 18375); Puerto Blest, camino a cascada Los Cántaros, 23-II-2011, Larsen 172 (SI). Río Negro, Bariloche, camino entre Laguna y Ventisquero Frías, 31-X-1947, Diem 1102 (SI); Puerto Blest, 00-XII-1897, Spegazzini 337 (SI); Lago Frías, subida Paso de las Nubes, 29-I-1942, Pérez Moreau 201 (LIL); Bognete Pérez Rosales, 28-I-1942, Pérez Moreau 207 (LIL). Santa Cruz, Territorio de Santa Cruz, 220 m, 18-III-1901, Hogberg s.n. (SI 16055). Lago Argentino, Brazo Spegazzini, frente glaciar que baja del Cerro Heim hacia el SE, 220 m, 22-III-1953, Vervoorst 4724 (LIL). Tierra del Fuego, Ushuaia, Isla de los Estados, Puerto Vancouver subida al Lago Capitán Fernández, cascada, 01-XII-1967, Nicora 7312 (SI); San Juan del Salvamento (Isla de los Estados), 18-IV-1896, Alboff s.n. (SI 16056); Isla de los Estados, Primera Bahía, 30-X-1971, Dudley 1097 (LP); Ushuaia Mitre Península of Isla Grande, 13-X-1971, Dudley 258 (BAB); Isla de los Estados, Puerto San Juan, 28-XII-1933, Castellanos, s.n. (LIL 18369); Ushuaia, Bahía Thetis, 13-XI-1969, Goodall 2232 (SI; BAB); Ushuaia, Isla de los Estados, Puerto Parry, cerro de la laguna del chorrillo, 22-XI-1998, Biganzoli 470a (SI); Islas Malvinas, West Falkland, Horny Mts., Skottsberg 861, 19-XII-1907 (BA). CHILE, región de Los Ríos, Valdivia, camino Paso Carriríñe y Liquiñe, 900 m, 1976, Marticorena 675 (CONC); Cueva La Aguada, 16-III-1929, Gunckel 972pp (SI). Región de Los Lagos, Llanquihue, Valle Callutue (Lago Esmeralda), 00-I-1912, Wolffhügel s.n. (SI 19952); Bosque límite con vegas altoandinas, bajando el volcán Osorno, 1056 m, 23-II-2012, Larsen 260 (SI). Osorno, Volcán Osorno, La Picada, 950-1500 m, 29-XI-1939, Gunckel 8968 (LIL). Región de Aisén, Aisén, San Rafael, 18-I-1921, Hicken 70bis (SI); Leopardo, 12-I-1921, Hicken 83 (SI 16611); Istmo de Ofqui, playita, 04-II-1921, Hicken s.n. (SI 16609); Entre el Lago León y el río Fiero (región del Lago Buenos

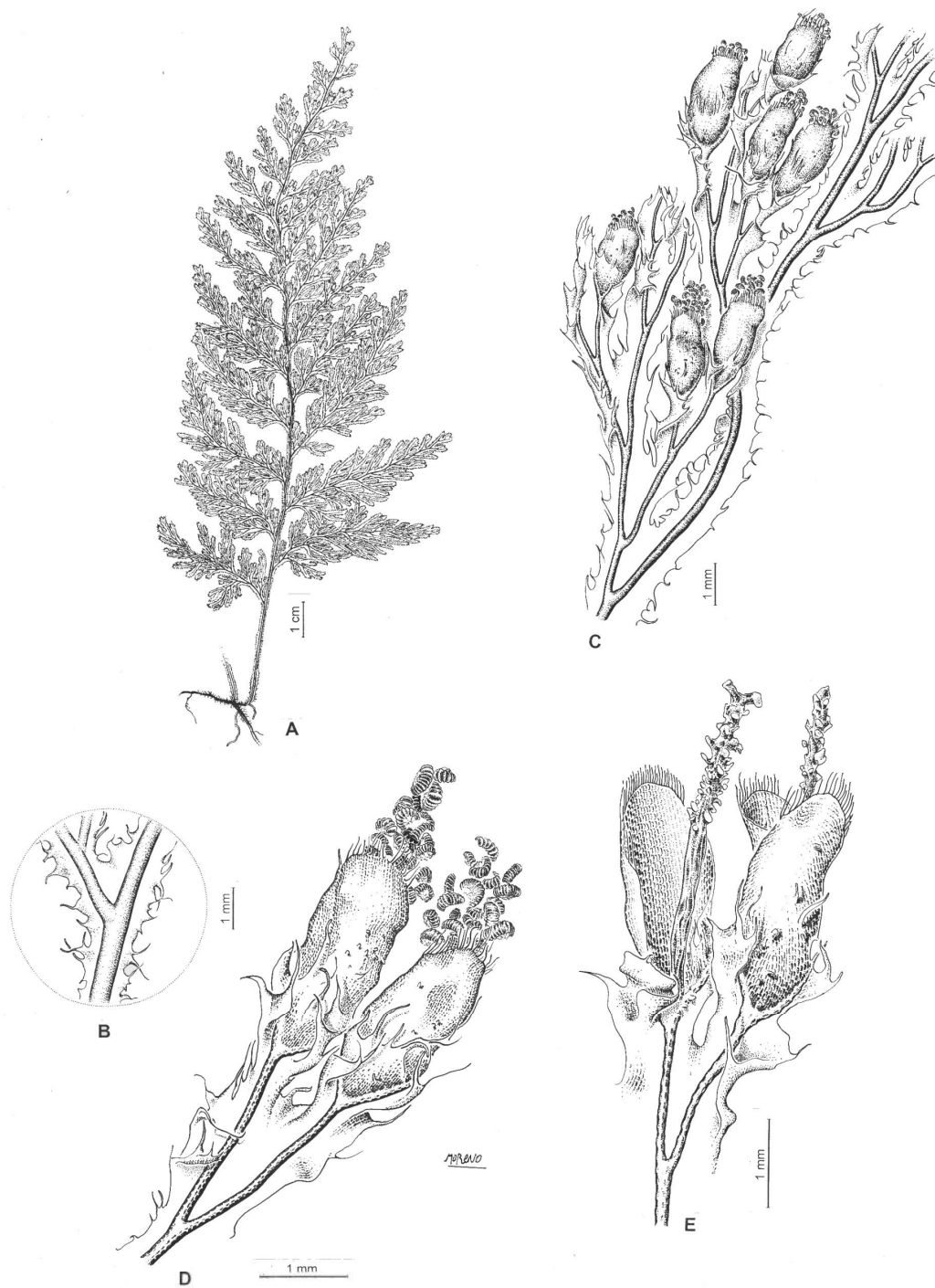


Figura 67. *Hymenophyllum tortuosum*. A, aspecto general. B, vista en detalle del envés del pecíolo. C, vista de parte de una fronde fértil. D, detalle de indusios con esporangios. E, detalle de indusios, con vista completa del receptáculo.

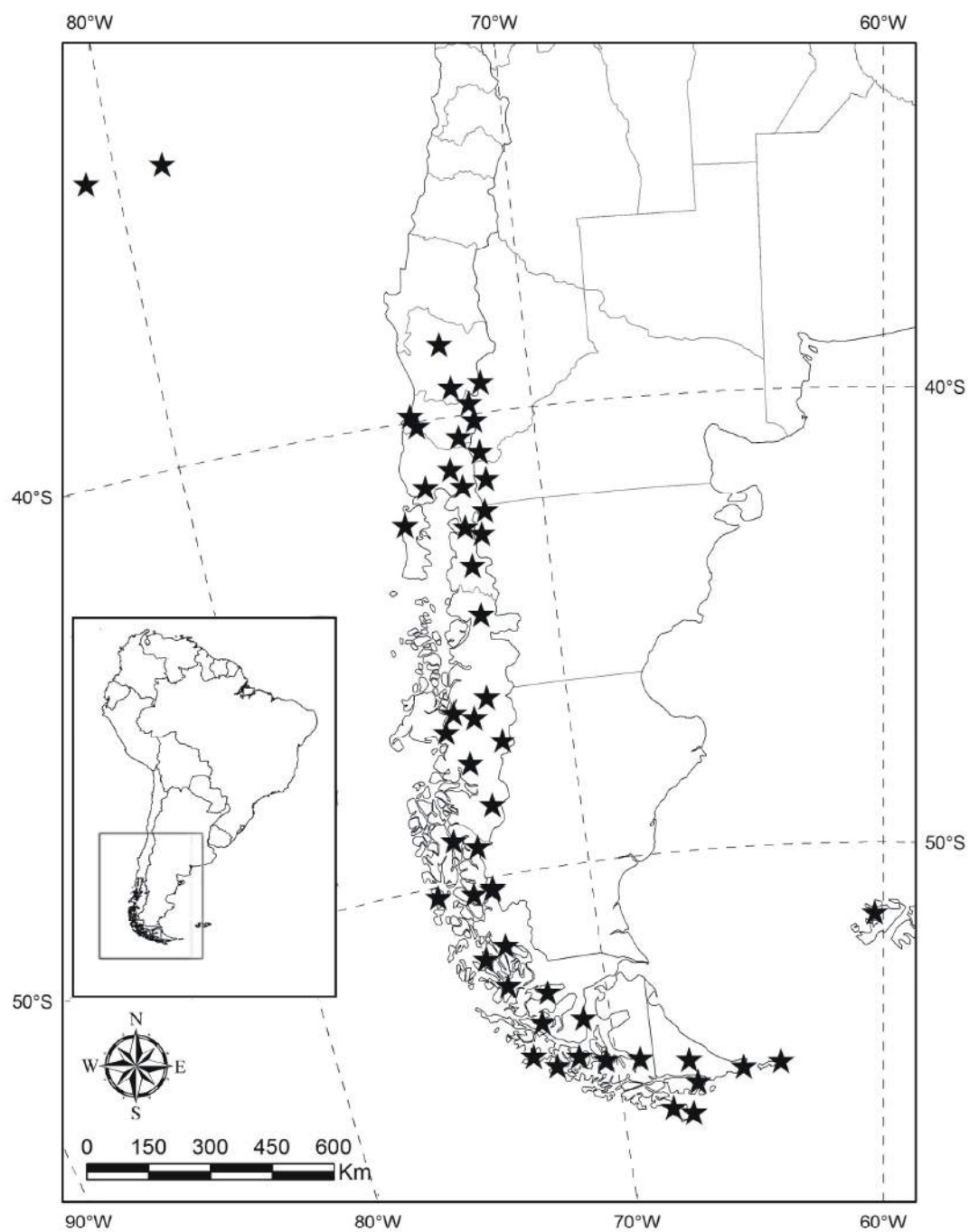


Figura 68. *Hymenophyllum tortuosum*. Área de distribución de la especie.

Aires), 550 m, 09-II-1939, Rentzell 6250 (SI). Coihaique, Ruta de Puerto Tranquilo al Ventisquero Río Exploradores, km 24, 320 m, 29-XI-2009, Biganzoli 2262 (SI); Ruta de Puerto Tranquilo al Ventisquero Río Exploradores, km 34, 213 m, 29-XI-2009, Biganzoli 2256 (SI). Región de Magallanes, Última Esperanza, Seno Última Esperanza; Puerto Bella Vista, S. shore, 11-I-1977, Moore s.n. (TBPA 1644) (LP); Isla Piazzzi, Caleta Ocasión, Abra Leackey's Retreat, 150 m, 16-I-1976, Dollenz s.n. (TBPA 1018) (BAB). Magallanes, Skyring water, 01-III-1917, Bonarelli 26bis (SI); Isla Santa Inés, 00-I-1950, sin colector s.n. (SI 19922); Isla Dawson, al E de la Bahía Loma, 22-XII-1910, Benove 3a (SI); Bahía Morris, Isla Capitán Aracena, 13-XII-1971, Pisano 3349 (LP); Río Santa María, a 60 km camino sur, 10-II-1972, Pisano 3515 (LP); Península Brunswick, Bahía San Nicolás, N. of Cabo Forward, 08-XII-1971, Moore 2717 (BAB). Antártica Chilena, Pernius Harvey, isla Packsaddle, 01-I-1949, Vervoorst 268 (LIL); Islas Wollaston: Bahía Hatley, 80 m, 10-I-1949, Vervoorst 346 (LIL).

OBSERVACIONES

Esta especie es muy característica por su follaje levemente a muy ondulado y por sus indusios con ápice redondeado a trunco con numerosos pelos muy delgados. La especie más afín es *H. magellanicum* (véanse observaciones bajo esta especie).

5.10 Subgénero *SPHAEROCIONIUM*

Hymenophyllum Sm. subgén. *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr., Ind. Fil. sup. 3: 5. 1934.

Sphaerocionium C. Presl, Hymenophyllaceae: 33, tab. IV, fig. B, tab. X, fig. B, C. 1843.

Hymenophyllum Sm. sect. *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr., Ind. Fil.: XV. 1906.

Especie lectotipo: *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw. [designado por Copeland 1937].

Sphaerocionium C. Presl sect. *Stellata* C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1843. Especie lectotipo:

Sphaerocionium interruptum (Kunze) C. Presl (= *Hymenophyllum plumieri* Hook. & Grev.) [designado por Morton, 1968].

Hymenophyllum Sm. subsect. *Ciliata* Prantl, Unters. Morph. Gefässkrypt. 1: 55. 1875. Especie lectotipo: *Hymenophyllum lineare* (Sw.) Sw. [designado por Morton, 1968].

Hymenophyllum Sm. subsect. *Hirsuta* Prantl, Unters. Morph. Gefässkrypt. 1: 55. 1875. Especie lectotipo: *Hymenophyllum raddianum* Müll. Berol. (= *Hymenophyllum venustum* Desv.) [designado por Morton, 1968].

Hymenophyllum Sm. subsect. *Plumosa* Prantl, Unters. Morph. Gefässkrypt. 1: 55. 1875. Especie lectotipo: *Hymenophyllum plumosum* Kaulf. [designado por Morton, 1968].

Rizomas filiformes, cubierto de pelos traslúcidos a ferrugíneos. Láminas cubiertas con pelos estrellados o simples sobre la lámina y/o margen y nervaduras. Receptáculo inserto o levemente exerto. Número cromosómico $n=36$. Aunque Morton (1947) subdividió a este grupo principalmente por la naturaleza y ubicación de los pelos, estudios recientes (Ebihara et al., 2004, Hennequin et al., 2006b) sugieren que sus relaciones filogenéticas están más relacionadas con su distribución geográfica (Ebihara et al., 2006).

CLAVE PARA DIFERENCIAR LAS ESPECIES

1. Plantas de bosques templados. Raquis alado distalmente, a partir del tercer par de pinnas. Pinnae inferiores pecioladas, las restantes con alas en la base. Láminas de coloración rojiza debido a la densidad del indumento.

34- *H. ferrugineum*

1'. Plantas de selvas subtropicales y tropicales. Raquis alado o no alado en todo su largo. Pinnae no pecioladas, o pecioladas en su totalidad. Si raquis alado distalmente, y pinnae inferiores pecioladas, entonces láminas de color verde intenso, con escaso indumento.

2

2. Frondes de crecimiento determinado, en general pequeñas, delicadas, de 2-10 cm long. Láminas pinnado-pinnatífidas a bipinnatífidas.

3

2'. Frondes de crecimiento indeterminado, en general grandes, mayormente robustas, o si de crecimiento determinado, en general de más de 10 cm long. Láminas bipinnatífidas o más divididas.

10

3. Plantas con pelos simples o estrellados sobre los márgenes y/o nervaduras.

4

3'. Plantas con pelos estrellados sobre la superficie de la lámina, márgenes y nervaduras.

9

4. Láminas ondulado-crispadas, 2-pinnatífidas. Pelos de los márgenes simples o bifurcados. Pecíolo angostamente alado en el ápice. Margen del indusio irregular o dentado.

31- *H. crispum*

4'. Láminas planas, pinnado-pinnatífidas en la base o 1-3-pinnatífidas. Pelos de los márgenes desde simples hasta doblemente estrellados desde la base. Pecíolo no alado. Margen del indusio entero, redondeado.

5

5. Láminas de 1,5-4 cm de ancho, lineares a linear-lanceoladas. Pelos del margen desde simples a estrellados.

39- *H. lineare*

5'. Láminas de 0,6-1,6 cm de ancho, ovadas u ovado-lanceoladas. Pelos del margen desde basalmente bifurcados a estrellados, o estrellados hasta doblemente estrellados desde la base.

6

6. Raquis alado. Pelos sobre las nervaduras bifurcados a estrellados de 3 a 5 puntas.

7

6'. Raquis alado hacia el ápice. Pelos de las nervaduras, simples, bifurcados, estrellados o sin pelos.

8

7. Plantas del sur de Brasil. Pelos del margen desde estrellados hasta doblemente estrellados desde la base; y desde bifurcados hasta estrellados sobre las nervaduras.

32- *H. delicatulum*

7'. Plantas del noroeste argentino y sur de Bolivia. Pelos del margen en general doblemente estrellados desde la base, en ocasiones estrellados o bifurcados; y estrellados con 3-4 puntas sobre las nervaduras.

30- *H. capurroi*

8. Pelos sobre márgenes y nervaduras.

33- *H. elegans*

8'. Pelos sólo sobre los márgenes. Nervaduras con escasísimos o sin pelos.

35- *H. filmenofilicum*

9. Láminas lineares a ovado-lanceoladas. Pinnas basales en general desarrolladas, pinnatífidas, flabeladas. Indusios sobre segmentos lobulados o simples, en general más anchos que el segmento. Pelos del margen de la lámina subsésiles.

36- *H. fragile*

9'. Láminas oblanceoladas a rómbicas o de forma algo irregular. Pinnas basales poco desarrolladas, simples, lineares. Indusios en el extremo de pinnas simples, aproximadamente del mismo ancho que el segmento. Pelos del margen de la lámina pedicelados.

45- *H. venustum*

10. Frondes determinadas, ovado o linear-lanceoladas.

11

10'. Frondes indeterminadas, lineares.

14

11. Frondes generalmente mayores a 20 cm. Pelos del margen de la lámina simples. Indusios ovados u ovado-lanceolados.

40- *H. microcarpum*

11'. Frondes de tamaño variable desde 6 a 20 (25) cm. Pelos del margen de la lámina desde simples a doblemente estrellados desde la base. Indusios orbiculares.

12. Láminas linear-lanceoladas, angostas, de 1,5-3 cm de ancho.

37- *H. glaziovii*

12'. Láminas ovado-triangular, ovadas o si linear-lanceoladas, más anchas de (1,8)3-6 cm de ancho.

13. Láminas en general linear-lanceoladas o angostamente ovado-lanceoladas, hasta 3 cm lat. Rizomas de 0,3-0,5 cm de diám, frondes de 6-12 cm long.

38- *H. hirsutum*

13'. Láminas ovado-lanceoladas, de 4-6 cm lat. Rizomas de 0,5-0,7 cm de diám, frondes de 12-20 cm.

44- *H. ulei*

14. Láminas pinnado-pinnatífidas, grandes y péndulas. Pinnas con los segmentos contiguos, casi en contacto, compactas, de aspecto lanoso.

41- *H. plumosum*

14'. Láminas bi-tripinnatífidas o bipinnado-pinnatífidas, de tamaños variables, péndulas o postradas. Pinnas con los segmentos separados o divergentes, laxos, de aspecto más o menos piloso.

15. Pelos presentes en los márgenes y nervaduras (no en la superficie laminar).

42- *H. pulchellum*

15'. Pelos en la superficie, márgenes y nervaduras de las láminas.

43- *H. rufum*

30- *Hymenophyllum capurroi* de la Sota, Darwiniana 17: 54, f. 5a-c, pl. 1, 2. 1972. TIPO: Argentina, Tucumán, Chieligasta, Alpachiri, Arroyo Las Pavas, *R. Capurro 105* (holotipo LP!; isotipos BA!, LIL001941!, US00067525!). Figura 69.

Rizomas rastreros, filiformes, pardos, de 0,12-0,17 mm diám.; pelos del rizoma, translúcidos, simples, de 0,7-1,1 mm long., escasos; **frondes** remotas, de 3,5-13,5 cm long.; **pecíolos** capilares, de 0,5-3,5 cm long., no alados, con escasos pelos simples, translúcidos, raramente bifurcados o estrellados; **láminas** de contorno lanceolado, ovado-lanceolado u ovado-lineal-lanceolado, pinnatífidas a 2-3-pinnatífidas, delicadas, de 3,3-11 x 1-1,9 cm, con pelos en general doblemente estrellados desde la base sobre el margen, largamente estipitados, las puntas con 3-4 ramas, en ocasiones estrellados o bifurcados, y estrellados con 3-4 puntas sobre las nervaduras; **raquis** negro, anchamente alado; **pinnas** hasta 8 pares por lámina, ascendentes, anchamente

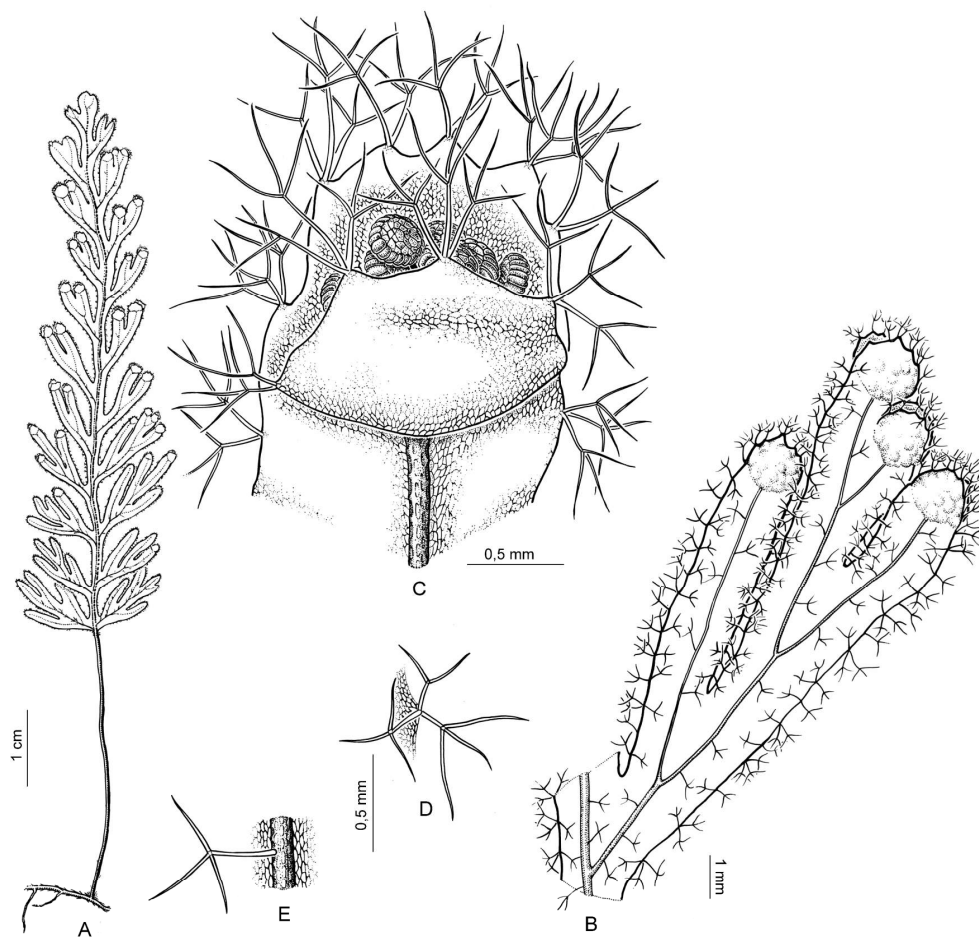


Figura 69. *Hymenophyllum capurroi*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de un indusio. D, detalle de un pelo del margen de la lámina. E, detalle de un pelo del raquis.

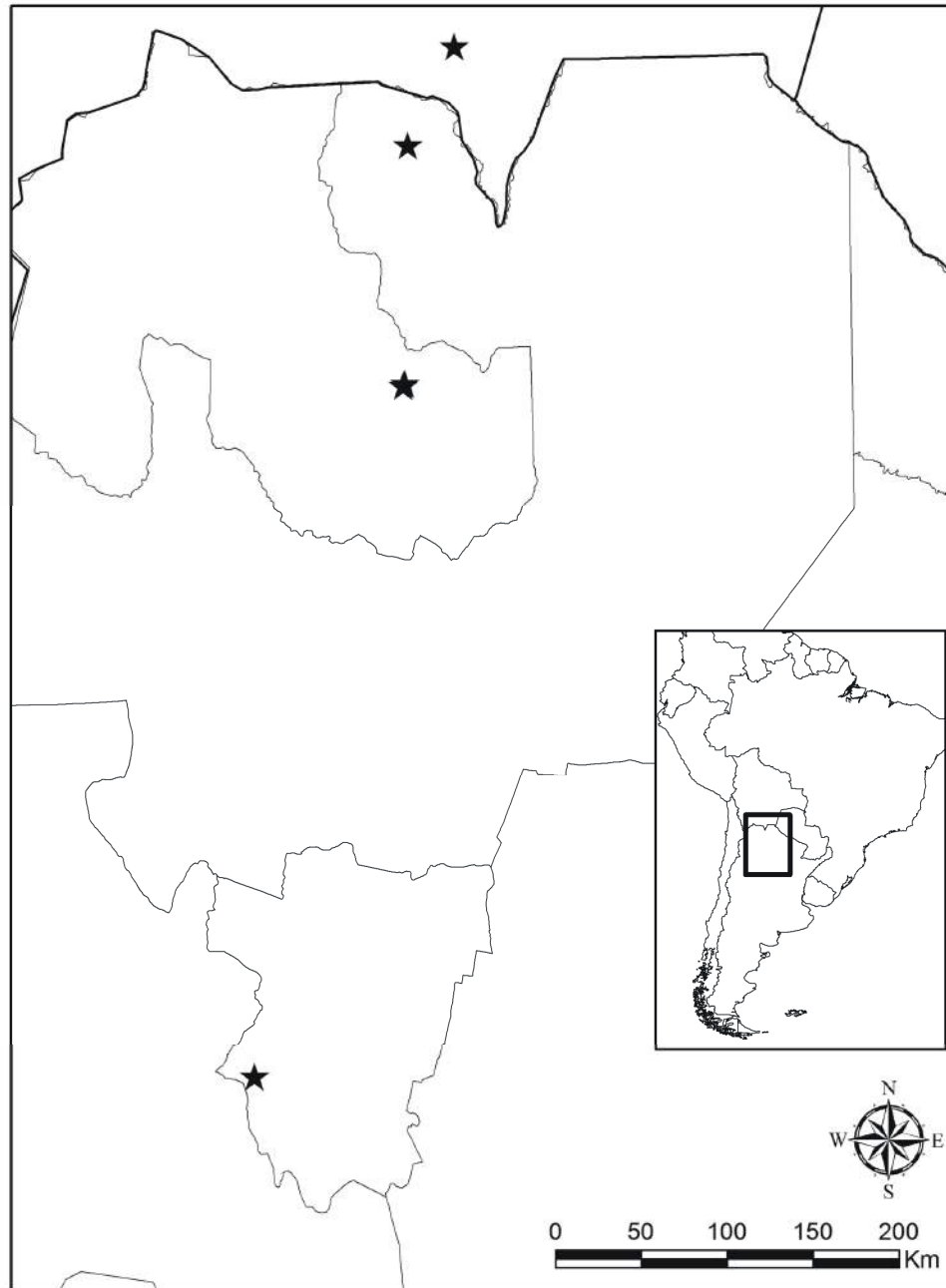


Figura 70. *Hymenophyllum capurroi*. Área de distribución de la especie.

adnatas, simples o con 2-4 lacinias, raro 5, las basales distantes y reducidas; **segmentos** lineares, de 1,2-2 mm lat., con ápice redondeado a un poco ensanchado, margen plano, densamente pilosos sobre la nervadura y márgenes; **soros** en el extremo de segmentos de largo normal, principalmente sobre las pinnas medias y apicales; **indusios** con valvas orbicular-cuneadas, en general un poco mas angostas que los segmentos, levemente inmersos en la lámina, de base obtusa a plana, y ápice redondo, densamente cubiertas con pelos doblemente estrellados desde la base; **receptáculo** filiforme, delgado, totalmente incluso, con 8-12 esporangios.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Crece en Bolivia (<http://www.tropicos.org/Specimen/3327059>) y en Argentina, en Tucumán, Salta y Jujuy (Larsen et al., 2010) (fig. 70). Se halla como epífito o epipétrico en la selva a partir de los 1200 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Jujuy, Ledesma, Parque Nacional Calilegua, 1500 m, 26-X-2007, Martínez 1428 (MCNS); idem, 1600 m, 16-IV-2008, Martínez 1668 (MCNS); idem, 1602 m, 24-VIII-2010, Martínez 1988 (SI); idem, descendiendo desde Monolito hacia Mesada de las Colmenas, 1616 m, 05-VII-2010, Larsen 138 (SI); Aguada del Tigre, 1630 m, 05-VII-2010, Larsen 151 (SI). Salta, Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, Ayo. Baritú, bosque de *Podocarpus* sp., 1600-1700 m, 4-X-1985, Brown 2022 (SI). Tucumán, Capurro 105 (LIL). Chicligasta, Casa de Piedra, afluente del arroyo del Bajo Grande, 1233 m, 04/11/2009, Larsen 108 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie es muy cercana a *H. delicatulum*, la cual se diferencia por los pelos que pueden ser desde estrellados hasta doblemente estrellados desde la base sobre el margen, y desde bifurcados hasta estrellados sobre las nervaduras. Se diferencia de *H. crispum* porque ésta es algo mas robusta, posee el follaje ondulado y menor densidad de pelos.

31- *Hymenophyllum crispum* Kunth, Nov. Gen. Sp. 1: 26. 1815. *Sphaerocionium crispum* (Kunth) Klotzsch, Linnaea 18: 537. 1844. TIPO: Venezuela, Silla de Caracas, *Humboldt & Bonpland s.n.* (holotipo B 20 0095682/Image Id: 262447!; isotipo P00622086!). Figura 71.

Hymenophyllum crispum Kunth var. *brasilianum* Fée, Cr. Vasc. Brés.: 195, t.71, f. 2. 1869. *Hymenophyllum brasilianum* (Fée) Rosenst., Sellowia 7: 303. 1956. TIPO: Brasil, “Serra dos Orgaos”, A. F. M. Glaziou 3347 (holotipo P00622085!; isotipos P00622084!, BR0000006966102!, BR0000006965747!, K000589614!).

Rizomas filiformes, rastreros, ramificados, parduzcos, de 0,25 mm de diám., con pelos pardos, translúcidos, simples, paucicelulares, septados; **frondes** distantes, de 5-10 cm; **pecíolos** pardos, de 2,1-4 cm long., alados en el ápice, teretes, con pelos simples y bifurcados; **láminas** lineares a elíptico-lanceoladas, la base reducida, el ápice irregular, 2-pinnatífidas, de 2,5-8 x 1,5-2,6 cm, con pelos bifurcados o estrellados sobre las nervaduras, y simples, bifurcados o basalmente bifurcados en los márgenes; **raquis** castaño, alado, con pelos bifurcados o estrellados sobre el eje, y simples o basalmente bifurcados sobre los márgenes; **pinnas** lineares a lanceoladas, pinnatífidas, de 0,9-2,5 x 0,7-1,3 cm, 7-11 pares por fronde, ascendentes, simétricas, usualmente las inferiores reducidas; **segmentos** lineares, 0,3-0,8 x 0,2 cm, 2-10 por pinna, el ápice redondeado, márgenes ondulado-crispados; **soros** a ambos lados de las pinnas medias y apicales; **indusios** orbiculares, escasamente inmersos en la base, de base plana a redondeada, de 2 x 1,5 mm, ápice redondo de borde irregular a dentado, con numerosos pelos simples en el extremo; **receptáculos** filiformes, insertos, con 12-22 esporangios por soro.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Habita en Jamaica, México, Guatemala, Costa Rica, Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia, Brasil (Tryon & Stolze, 1989), en los estados de Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo, y en la Argentina, en las provincias de Jujuy y Salta (fig. 72). Se lo encuentra en selvas húmedas, epífito o sobre el sustrato orgánico en laderas sombrías. Habita entre los 800 y los 2300 m s.m., habiéndose observado ejemplares de Bolivia colectados a 2700 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Jujuy, Ledesma, Parque Nacional Calilegua, Aguada del Tigre, 1500 m, 16-IV-2008, Martínez & Prada 1671 (SI, MCNS); Calilegua, 1360 m, 17-III-2009, Martínez & Chambi 1780 (SI, MCNS). Salta, Santa Victoria, Parque Nacional Baritú, Ayo. Baritú, bosque de *Podocarpus* sp., 1600-1700 m, 4-X-1985, Brown 2019 (SI). BOLIVIA, La Paz, Murillo, Zongo Cambaya, 16-XII-1982, Lewis 82-593 104 (LPB). Franz Tamayo, Parque Nacional Madidi, 1850-2000 m, 30-VI-2008, Fuentes 4684 (LPB). Nor Yungas, Estación Biológica de Tunquini, 2750 m, 27-IX-2000, Bach 1183 (LPB). BRASIL, Rio de Janeiro, Serra dos Orgaos, 2100 m, 31-VII-1940, Brade s.n. (ICN 1727); Rio de Janeiro, 08-VII-1874, Glaziov 7351 (BA). Rio Grande do Sul. S. Cruz, Serra João Rodriguez, 1905, Rosenstock 159 (K000589609). São Paulo, Campos de Jordão, 20-II-1937, Campos Porto 3028 (ICN 1790).

OBSERVACIONES

Especie característica por su follaje ondulado, su lámina de contorno irregular, y sus pelos, aunque escasos, simples o raramente bifurcados sobre los márgenes. Es afín a *H. delicatulum*, que se diferencia por ser de menor tamaño (hasta 4 cm), y por poseer pelos en

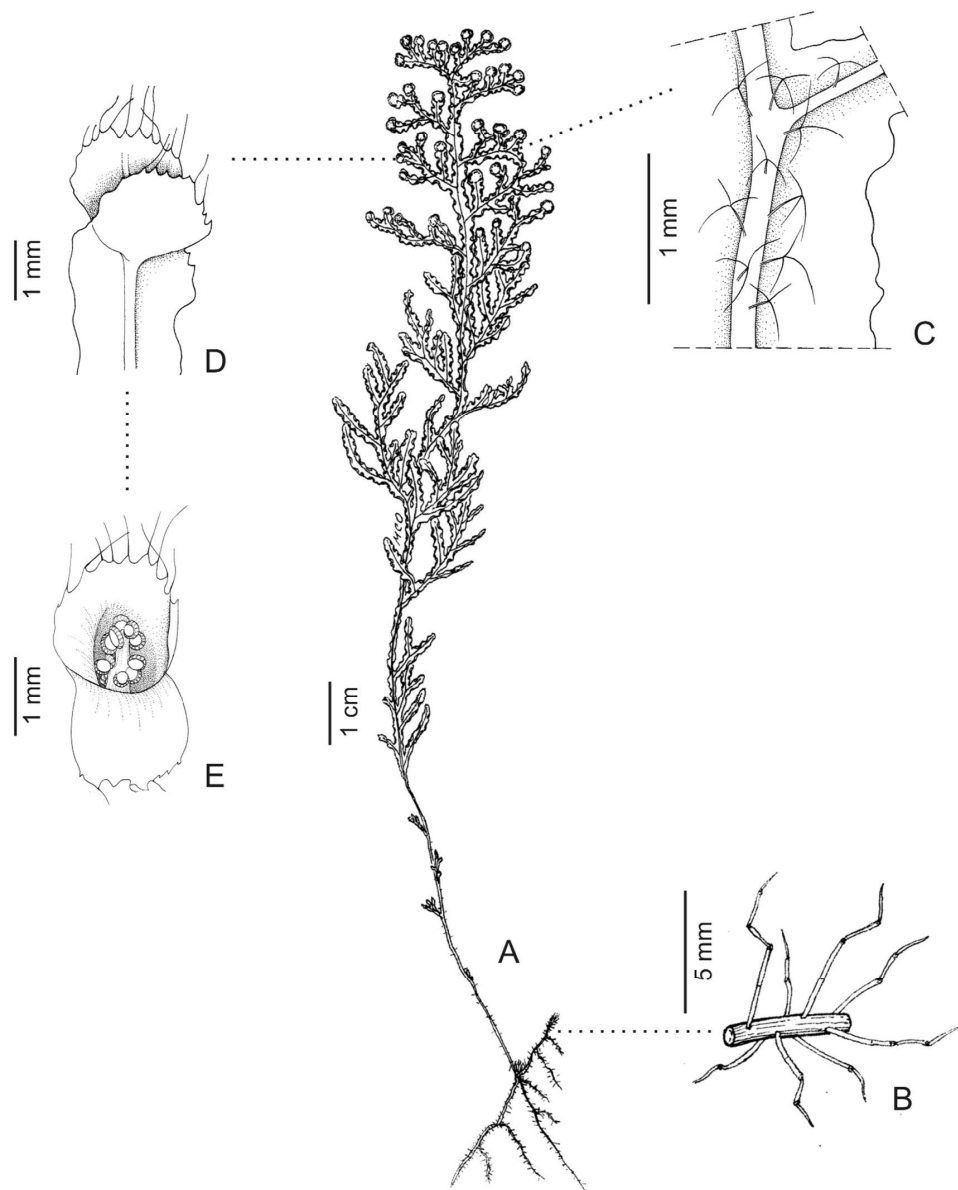


Figura 71. *Hymenophyllum crispum*. A, aspecto general. B, aspecto del rizoma mostrando pelos septados. C, detalle del raquis con pelos estrellados. D, detalle del indusio y pelos en el extremo. E, soro abierto mostrando receptáculo y esporangios.

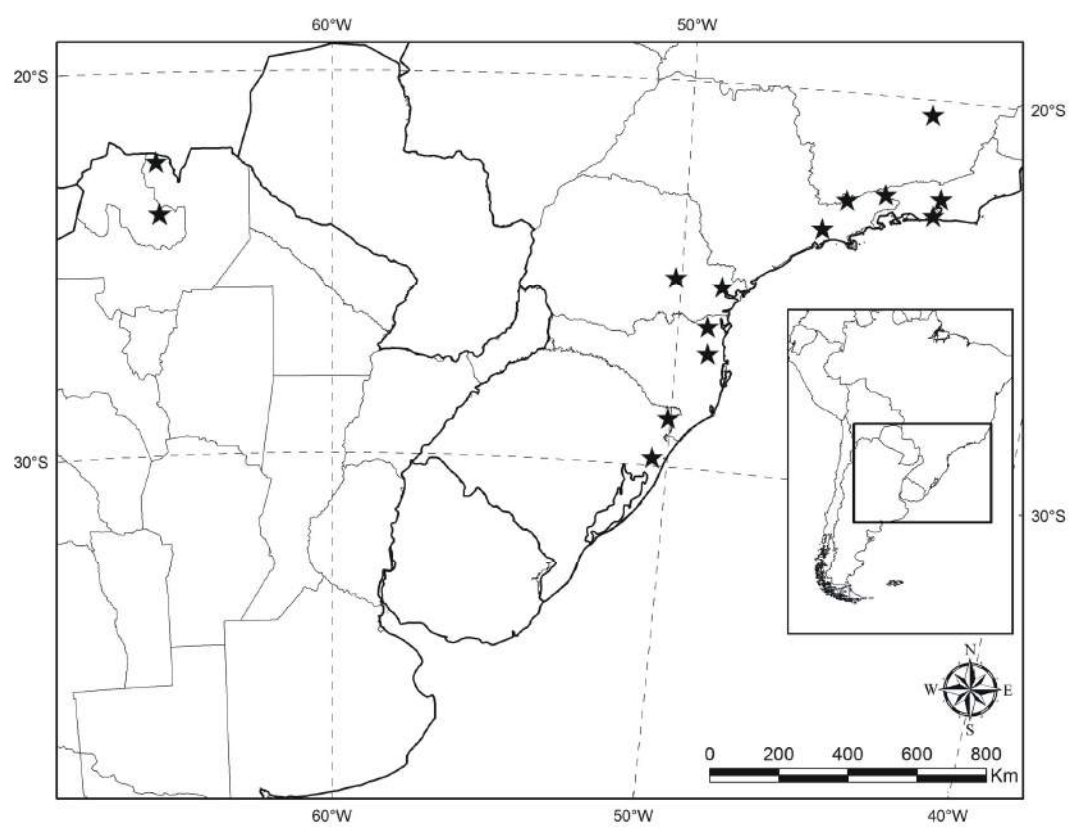


Figura 72. *Hymenophyllum crispum*. Área de distribución de la especie.

general estrellados hasta doblemente estrellados desde la base y por poseer un follaje plano. Otra especie afín, aunque fácilmente distinguible es *H. elegans*, que se diferencia porque posee, en general, el raquis no alado en su base, alado hacia el ápice, lámina pinnado-pinnatífida, y el borde de la misma entero y plano o solo levemente ondulado.

32- *Hymenophyllum delicatulum* Sehnem, Sellowia 7: 304, t. 1, f. 6. 1956. *Sphaerocionium delicatulum* (Sehnem) Pic.Serm. Webbia 28(2): 470. 1973. TIPO: Brasil, Rio Grande do Sul “Habitat prope pagum Santa Teresa. São Francisco de Paula”, 800 m, 02-I-1954, A. Sehnem 6513 (holotipo PACA!; isotipo B 20 0100686!). Figura 73.

Rizomas filiformes, ramificados, pardo claros, de 0,1-0,2 mm diám., con pelos translúcidos, delgados, simples, paucicelulares, de aspecto lanoso, numerosos; **frondes** distantes, de 2-4 cm; **pecíolos** castaño claros, de 0,3-0,8 cm long., no alados, cubiertos por pelos castaños traslúcidos, simples de 0,2-0,6 mm long. o bifurcados a estrellados; **láminas** ovadas u ovado-lanceoladas, pinnatífidas a 3-pinnatífidas, de 1,8-2,5 x 0,6-1,6 cm, con pelos estrellados, basalmente bifurcados o estrellados, hasta doblemente estrellados desde la base con sus brazos divididos en 3 o 4 puntas sobre márgenes y bifurcados a estrellados con 3 a 5 puntas sobre nervaduras; **raquis** castaño oscuro, alado en todo su largo, con pelos estrellados con hasta 4 puntas sobre el eje, y desde estrellados hasta doblemente estrellados desde la base sobre los márgenes; **pinnas** lineares a flabeladas, las inferiores con hasta 4 lacinias lineares, las superiores simples o bifurcadas, de 0,7-1,5 x 0,15-0,7 cm, simétricas, divididas hacia ambos lados; **segmentos** oblongos, de 1-1,7 mm lat., ápice redondo, con pelos bifurcados o estrellados de 3 o 4 puntas sobre los ejes y doblemente estrellados desde la base sobre los márgenes; **soros** sobre las pinnas medias y apicales, terminales sobre segmentos de longitud normal; **indusios** orbiculares, no inmersos en la lámina, de base y ápice redondeados, con pelos doblemente estrellados desde la base sobre el margen, valvas abiertas más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, delgado, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Brasil. Ha sido hallada en Paraná, Rio Grande do Sul y Santa Catarina (fig. 74). Habita sobre rocas cerca de ríos o arroyos, y en la base de árboles añosos (Sehnem, 1971).

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Paraná, Senges, Serra do Mocambo, 8-X-1971, Hatschbach 27157 (MBM). Rio Grande do Sul, San Francisco de Paula, 900 m, 18-XII-1949, Sehnem 4345 (PACA). Bom Jesus, Passo da Guarda, 22-II-1952, Sehnem 5848 (ICN). Santa Catarina, Joinville, Rio Manso, 770 m, 02-II-2010, Cadorin 1138 (FURB).

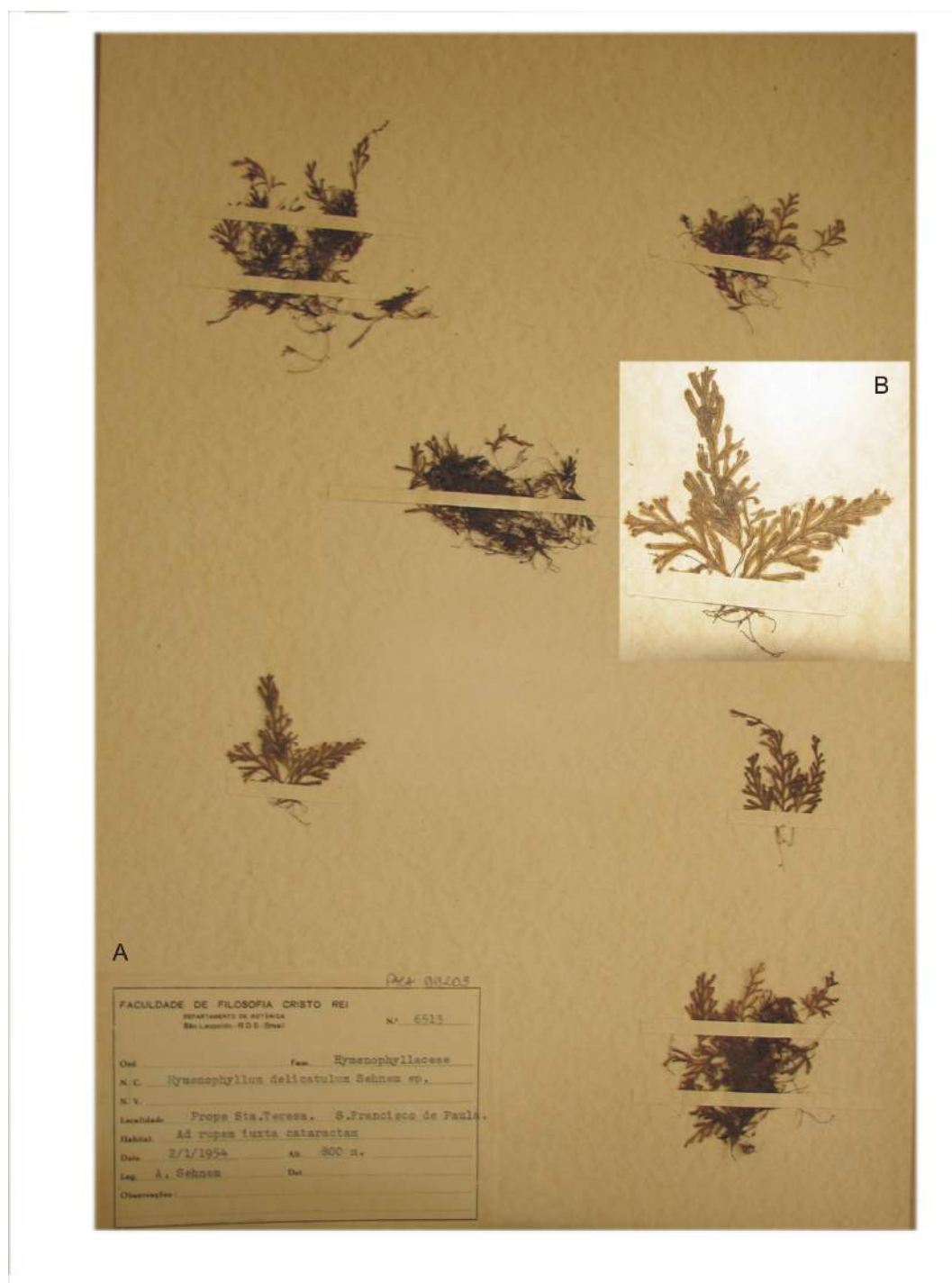


Figura 73. *Hymenophyllum delicatulum*. Ejemplar tipo depositado en PACA. A, foto del ejemplar. B, detalle de una de las matas.

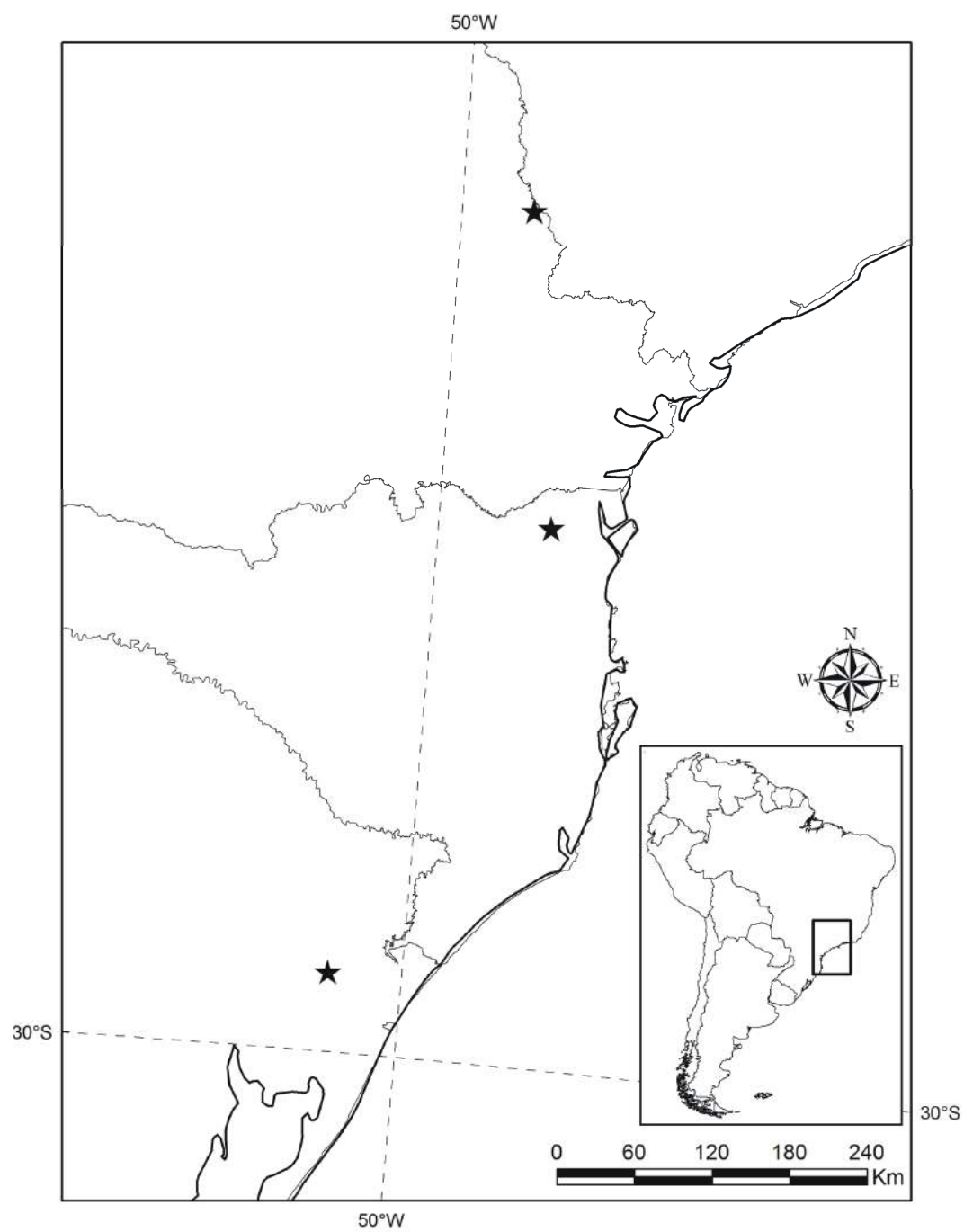


Figura 74. *Hymenophyllum delicatulum*. Área de distribución de la especie.

OBSERVACIONES

Esta especie se distingue por su fronde delicada, sus pinnas en general simples o poco divididas con el raquis alado en todo su largo, y por los pelos del margen de la lámina, en general doblemente estrellados desde la base. Se diferencia de *H. crispum*, porque ésta posee follaje ondulado-crispado, con los pelos del margen simples o raramente bifurcados, y escasos. Las diferencias con *H. capurroi* se comentan bajo esa especie.

33- *Hymenophyllum elegans* Spreng., Syst. Veg., editio decima sexta 4: 133. 1827. *Sphaerocionium elegans* (Spreng.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 32. 1938. TIPO: Brasil, “Brasilia”, *F. Sellow s.n.* (lectotipo, aquí designado, B 20 0083887!, isotipos B 20 0083888!, B 20 0083890!, B 20 0083891!, B 200083894!, P00622068!, K000589617!). Figura 75.

Rizomas delgados, filiformes, ramificados, de color castaño oscuro, de 0,2 mm. diám.; pelos del rizoma translúcidos a castaños, simples, uniseriados, de 0,65-1,35 mm. long., escasamente dispersos, más densos en las partes jóvenes y en las inserciones de los pecíolos; **hojas** distantes, de 3-8 cm; **pecíolos** castaño-oscuros, de 0,5-1 cm long., pilosos, teretes, de 0,1-0,14 mm lat., no alados, con pelos simples o bifurcados; **láminas** ovadas u ovado-lanceoladas, pinnado-pinnatífidas, de 2-8 x 0,8-1,5 cm, con pelos basalmente bifurcados o estrellados hasta doblemente bifurcados sobre el margen y con escasos pelos simples, bifurcados o estrellados sobre los ejes; **raquis** castaño oscuro, con pelos simples a estrellados, de hasta 8 células, teretes, de 0,15 mm. diám., alados hacia el ápice, con alas de diferente ancho de acuerdo a la cercanía con la división de una pinna; **pinnas** romboidales o flabeladas, pinnatífidas, de 0,4-1,2 x 0,2-0,7 cm, simétricas, sésiles o adnatas, las inferiores más desarrolladas, cortamente pecioladas; **segmentos** oblongos, de 0,9-1,5 mm. lat., ápice redondo, margen entero; **soros** en todas las pinnas, en el extremo de los segmentos; **indusios** orbiculares, no inmersos en la lámina, de base obtusa, no engrosada, ápice redondeado con abundantes pelos simples o basalmente bifurcados, valvas abiertas casi desde la base; **receptáculo** corto, capitado, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Se la encuentra en Guatemala, Costa Rica, Panamá, Antillas, Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia y Brasil (Tryon & Stolze, 1989). En Brasil se halla en Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina, São Paulo (Winsdich, 2013; Sehnem, 1971) (fig. 76). Crece en la base de los árboles en la Selva Lluviosa (Sehnem, 1971). Habita entre los 50 y los 1200 m s.m.

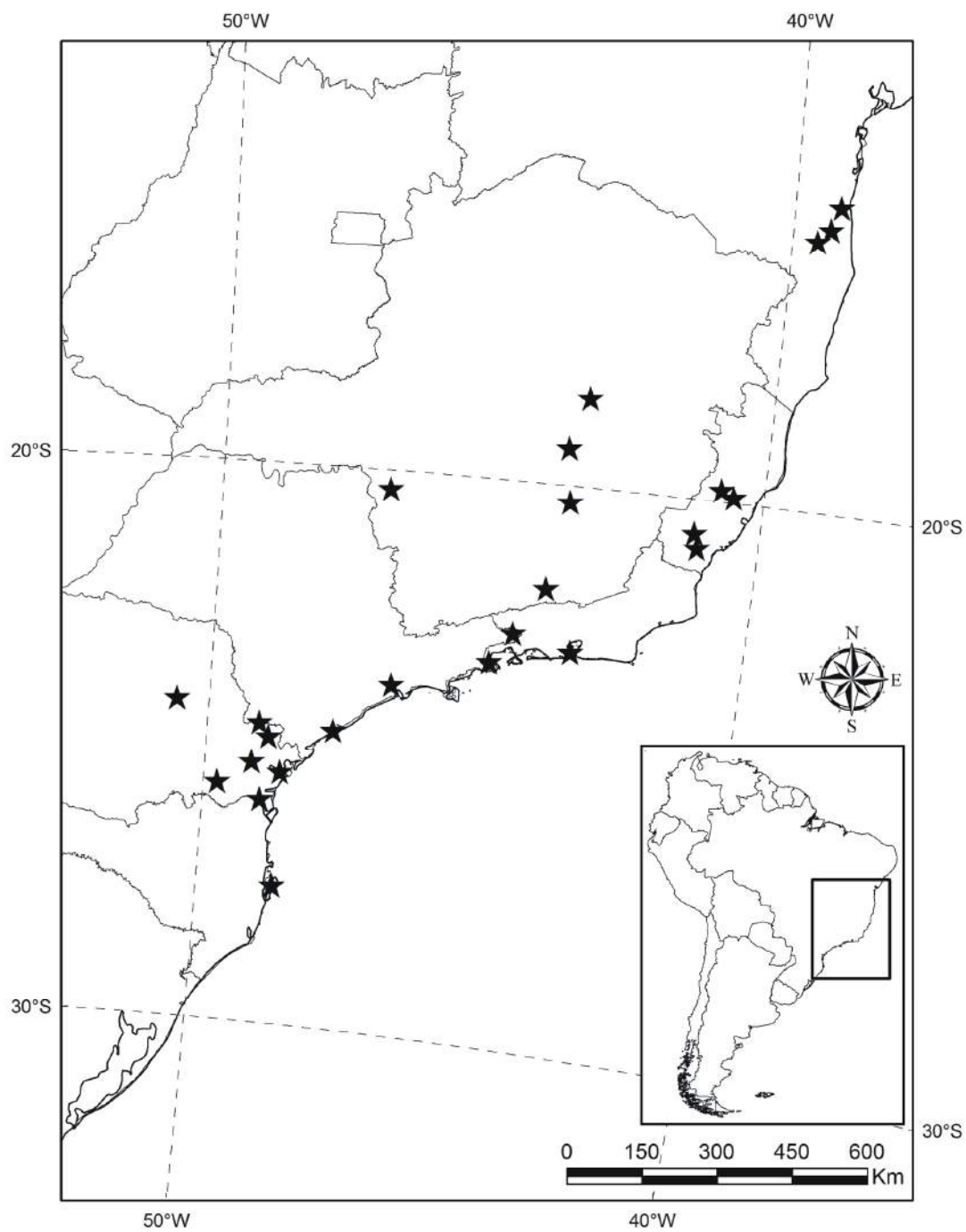


Figura 76. *Hymenophyllum elegans*. Área de distribución de la especie.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Espírito Santo, São Roque do Canaa, Alto Misterioso, Afloramentos rochosos, com vales úmidos de mata de encosta, 1130 m, 13-VII-2007, Labiak 4101 (UPCB 57498). Paraná, Paranaguá, Rio Cambará, 28-V-1968, Hatschbach 19245 (MBM). Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira (SPVS), Trilha do Mirante, Floresta Ombrófila Densa, 250 m, 25-III-2006, Matos 1121 (UPCB 57087). Rio de Janeiro, Teresópolis, 900 m, 28-IX-1929, Brade 9491 (BA 3974). Rio de Janeiro, Serra da Carioca, Estrada do Redentor, 06-I-1948, Brade 18779 (SI). Santa Catarina, Garuva, Rio das Orquídeas, dos paredões rochosos à beira do rio, 15-III-1994, Silva 1355 (CTES 242281). Garuva, Fazenda Rio do Melo, 14-I-1997, Barbosa 55 (FLOR 28916). São Paulo, Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27-VIII-1946, Burkart 17452 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie posee un aspecto típico debido al contorno de su fronde, ovado-lanceolada, con las pinnas inferiores más divididas, con los extremos de los segmentos terminados en involucros orbiculares. Es muy similar a *H. filmenofilicum* la cual se diferencia por carecer de pelos sobre las nervaduras. Otra especie cercana es *H. lineare*, la que se diferencia por su lámina linear o linear-lanceolada, más ancha (1,5 a 4 cm), con pelos desde simples hasta estrellados sobre las nervaduras, y el raquis, angostamente o no alado.

El holotipo localizado en LZ fue destruido por lo que se procedió a designar un lectotipo. El ejemplar elegido fue B 20 0083887, debido a que presenta buena cantidad de material en buen estado de conservación, que coincide con el protólogo.

34- *Hymenophyllum ferrugineum* Colla, Mem. Accad. Torino 39: 30. (1835) 1836. *Sphaerocionium ferrugineum* (Colla) Copel., Philipp. J. Sci. 67 (1): 33. 1938. *Hymenophyllum subtilissimum* Kunze, Anal. Pteridogr.: 49. 1837. nom. illeg. *Hymenophyllum berteroi* Hook. Sp. Fil. 1: 93, lám. 33 C. 1844. nom. illeg. TIPO: Chile, “Ad rupes et arborum radices in sylvis umbrosis montium editiorum ins. Juan Fernández”, V-1830, *C. Bertero 1540* (holotipo TO, foto SI!; isotipos P00622060!, P00622061!, P00622062!, US00067522!, MPU018008!). Figura 77.

Hymenophyllum ferrugineum Colla var. *donatti* Looser, Physis (Buenos Aires) 15: 218, fig. 1. 1939. *Sphaerocionium ferrugineum* (Colla) Copel. var. *donatti* (Looser) Kunkel, Nova Hedwigia 9(1-4): 257. 1965. TIPO: Argentina, “Río Negro, Arroyo Frías, 800 m” A. *Donat 17* (holotipo, G00284080!).

Rizomas filiformes, ramificados, marrones, de 0,3-0,5 mm de diám.; pelos del rizoma simples, translúcidos, paucicelulares, patentes, de aprox. 2 mm long., cubriendo densamente el rizoma;

frondes distantes, de 8-22 cm long.; **pecíolos** parduscos, de 1,7-10 cm long., densamente cubiertos por pelos paucicelulares, simples, bifurcados hasta estrellados, teretes, de 0,3-0,5 mm de diám., no alados; **láminas** ovado-lanceoladas u ovado-linear-lanceoladas, pinnado-2-pinnatífidas, de 1,4-12 x 1,4-6,5 cm, de textura cartácea, densamente cubierta por pelos doblemente estrellados desde la base, o basalmente bifurcados y luego estrellados sobre los márgenes, y estrellados, basalmente estrellados y luego bifurcados o estrellados en una de sus ramas sobre las nervaduras; **raquis** oscuro, alado a partir del tercer a quinto par de pinnas, piloso; **pinnas** lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 0,8-2,4 x 0,6-1,5 cm, simétricas, las inferiores pecioladas, las restantes aladas hasta el raquis; **segmentos** lineares, de aprox. 1 mm lat., de ápice redondeado, el margen entero; **soros** terminales en casi todos los segmentos a ambos lados de las pinnas medias y apicales; **indusios** suborbiculares, inmersos menos de la mitad en la lámina, iguales o levemente más angostos que el segmento, abierto en la mitad o menos, de ápice redondo a obtuso, la base obtusa, pilosa, el margen entero, densamente cubierto por pelos; **receptáculo** corto, inserto, con el ápice globoso.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se encuentra en América del Sur austral y en Nueva Zelanda. En la Argentina *H. ferrugineum* crece en las provincias de Chubut, Neuquén, Río Negro y Tierra del Fuego. En Chile se halla desde la región de Los Lagos hasta la región de Magallanes, y en las islas Juan Fernández (fig. 78). Es una especie terrestre, epífita o epipétrica, en barrancas, grietas, o sobre troncos en bosques húmedos. También ha sido recolectada en turbales, asociado a musgos.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

ARGENTINA, Chubut, Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 576 m, 30-X-2008, Biganzoli 1849 (SI). Neuquén, Los Lagos, Península Panguinal, Brazo de Última Esperanza, 09-XI-1941, Diem 563 (SI; CTES; BAB); Península Panguinal costa Lago Nahuel Huapi, Brazo Rincón, 770 m, 25-IV-1943, Diem 614 (SI; BAB); Puerto Blest, a orillas del Río Bravo, 800 m, 25-X-1947, Diem 1069 (SI; BAB); Península Quettrihué, 06-VII-1941, Diem 125P (SI); Cuesta del Diablo, Rincón, camino al Paso Puyehue, 07-II-1940, Diem 596 (BAB); Puerto Blest, Cascada de Los Cántaros, 23-II-2011, Larsen 180 (SI). Río Negro, Bariloche, Orillas de la Laguna Frías, 800 m, 01-XI-1947, Diem 1104 (SI; BAB); Camino entre Laguna y Ventisquero Frías, 31-X-1947, Diem 1103 (SI); Puerto Blest, 27-IV-1942, Diem 352 (BAB). Tierra del Fuego, Ushuaia, Isla de Los Estados, Bahía Flinders, 07-XI-1971, Dudley 1565 (BAB). CHILE, región de Valparaíso, Valparaíso, Más Afuera, sendero monte de Quebrada Vacas-Las Torres, 690 m, 14-III-2002, Stuessy 5077 (CONC); Juan Fernández, Más a Tierra, Quebrada Villagra, Falda oeste de La Damajuana, 18-II-1931, Espinosa 3 (SI 17442). Región de Los Lagos, Llanquihue, Casa Pangué, camino al Paso Pérez

Rosales, 600 m, 21-X-1947, Diem 1048 (SI); Peulla, cascada de los helechos, 250 m, 28-X-1947, Diem 1081 (BAB). Chiloé, PN Chiloé, sendero El Tepual, 26-II-2012, Larsen 284 (SI). Región de Aisén, Aisén, Ruta 7 entre Puyuhuapi y Puerto Aisén, Parque Nacional Queulat, sendero Padre García, 135 m, 27-XI-2009, Biganzoli 2234 (SI); Istmo de Ofqui, Leopardo, 13-I-1921, Hicken 79 (SI 16544); Istmo de Ofqui, San Rafael, Playita, 04-II-1921, Hicken 79 (SI 16545). Región de Magallanes, Última Esperanza, Isla Rennel Norte, Canal Smyth, 21-I-1976, Dollenz 1107 (BAB); Península Roca, Seno Resi, ca. 175 m, 22-I-1978, Pisano 2831bis (LP); Península Roca, Seno Resi, 175 m, 22-I-1978, Pisano s.n. (TBPA 2831b) (LP).

OBSERVACIONES

Hymenophyllum ferrugineum presenta un característico follaje castaño rojizo debido al color ferrugíneo de sus tricomas, que lo hacen fácil de reconocer a campo. Es el único representante del subgénero *Sphaerocionium* de los bosques subantárticos, caracterizado por la presencia de pelos estrellados.

Se observaron diferencias en el material de Juan Fernández, principalmente en cuanto a los pelos del margen de la lámina que son basalmente estrellados y luego estrellados con 4 ramas en la gran mayoría de los casos, además los segmentos se mantienen aproximados y paralelos luego de una división. Estas características se observaron también en el escaso material procedente de Nueva Zelanda observado, y todo el conjunto requiere de un mayor estudio.

Se elimina de la sinonimia a *H. franklinianum* Colenso (= *H. aeruginosum* var. *franklinianum* Hook) de Nueva Zelanda, considerada una especie distinta a *H. ferrugineum* en Hennequin et al. (2010).



Figura 77. *Hymenophyllum ferrugineum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de un indusio. D-F, pelos del margen de la lámina. G-I, pelos del raquis y nervaduras. J-N, pelos del pecíolo.

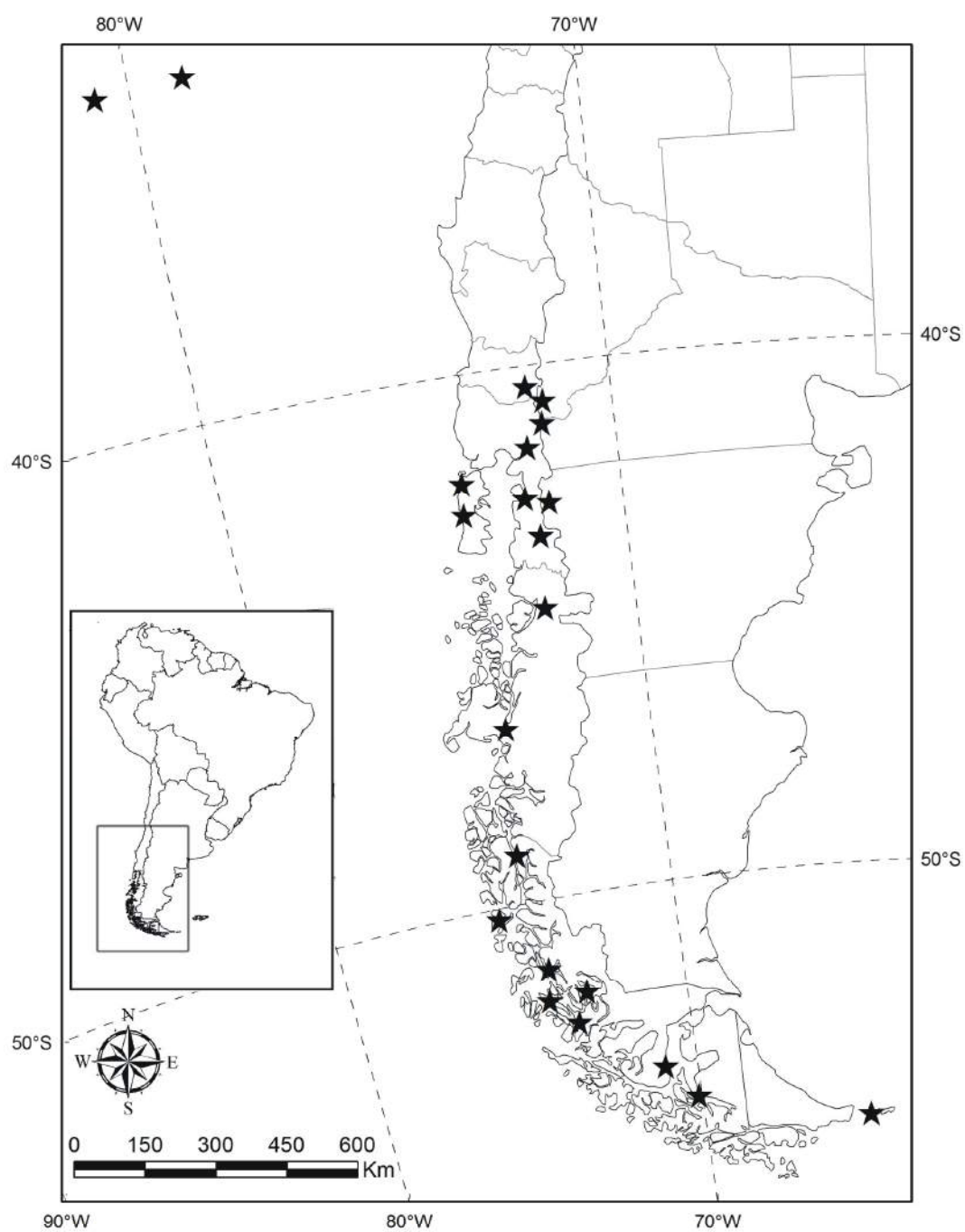


Figura 78. *Hymenophyllum ferrugineum*. Área de distribución de la especie.

35- *Hymenophyllum filmenofilicum* Christenh. & Schwartsb., Kew Bull. 64(1): 175, fig. 3. 2009. TIPO: Brasil, Paraná, Ponta Grossa, Furnas Gêmeas, 950-1000 m, 16-II-2008, *M. J. M. Christenhusz* 4790 (holotipo SP!; isotipos MBM!, UPCB!, BM001031842!, BR0000005164783!, NY01104438!, P00689757!, UC1930791!, K, TI, TUR, no vistos). Figura 79.

Rizomas filiformes, ramificados, parduscos, de 0,2 mm diám.; pelos del rizoma simples, escasos, traslúcidos, pluricelulares; **frondes** distantes, de aprox. 5 cm long.; **pecíolos** castaños oscuros, cortos, de aprox. 0,5 cm long., no alados, moderadamente cubiertos de pelos articulados y estrellados; **láminas** lineares u ovado-lanceoladas, pinnado-pinnatífidas, de 2-2,5 x 1-1,5 cm, con pelos principalmente sobre los márgenes; **raquis** no alado o muy levemente alado en su base, con el ala mas ancha hacia el ápice, con pelos esparcidos articulados y estrellados; **pinnas** las inferiores divididas, las apicales adnatas, simples o bifurcadas; **nervaduras** castaño-oscuras, glabras o con escasísimos pelos simples, bifurcados, doblemente estrellados desde la base o estrellados; **segmentos** con pelos simples o basalmente bifurcados o estrellados sobre el margen; **soros** terminales, en casi todas las pinnas a excepción de las basales; **indusios** redondos, poco inmersos en el tejido, margen con pelos simples o basalmente bifurcados, uni o paucicelulares, valvas abiertas hasta la mitad.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica del estado de Paraná, Brasil (fig.80). Fue hallada en acantilados sombreados de arenisca, en selvas dominadas por *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

Sólo se ha observado el tipo.

OBSERVACIONES

Especie muy similar a *H. elegans* (véase observaciones bajo esta última especie), probablemente sea una variante de esta. Los autores citan como diferencia fundamental, la ausencia en *H. filmenofilicum* de pelos sobre los ejes.

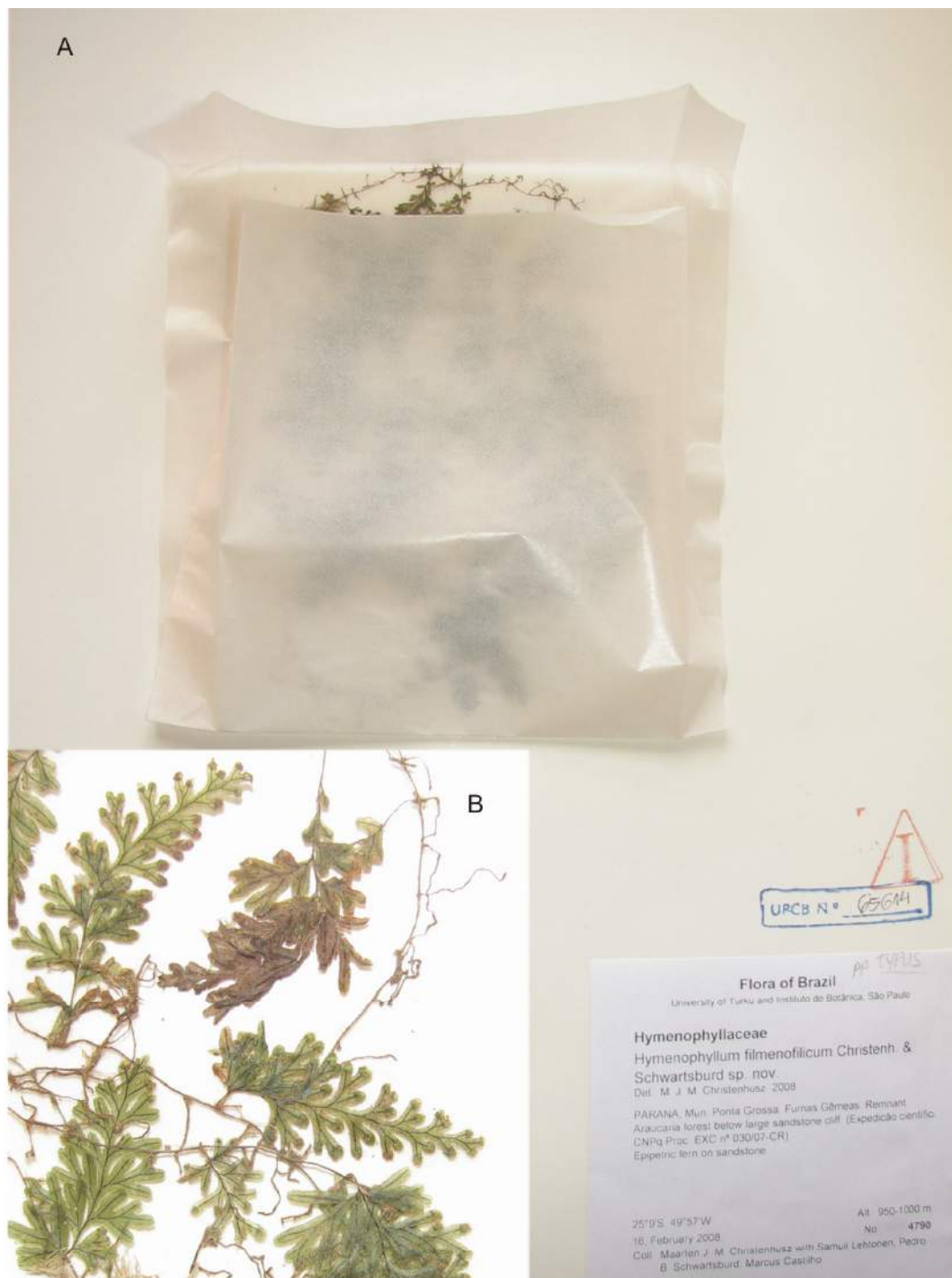


Figura 79. *Hymenophyllum filmenofilicum*. Ejemplar isotipo depositado en UPCB. A, fotos del ejemplar. B, foto en detalle del interior del sobre.

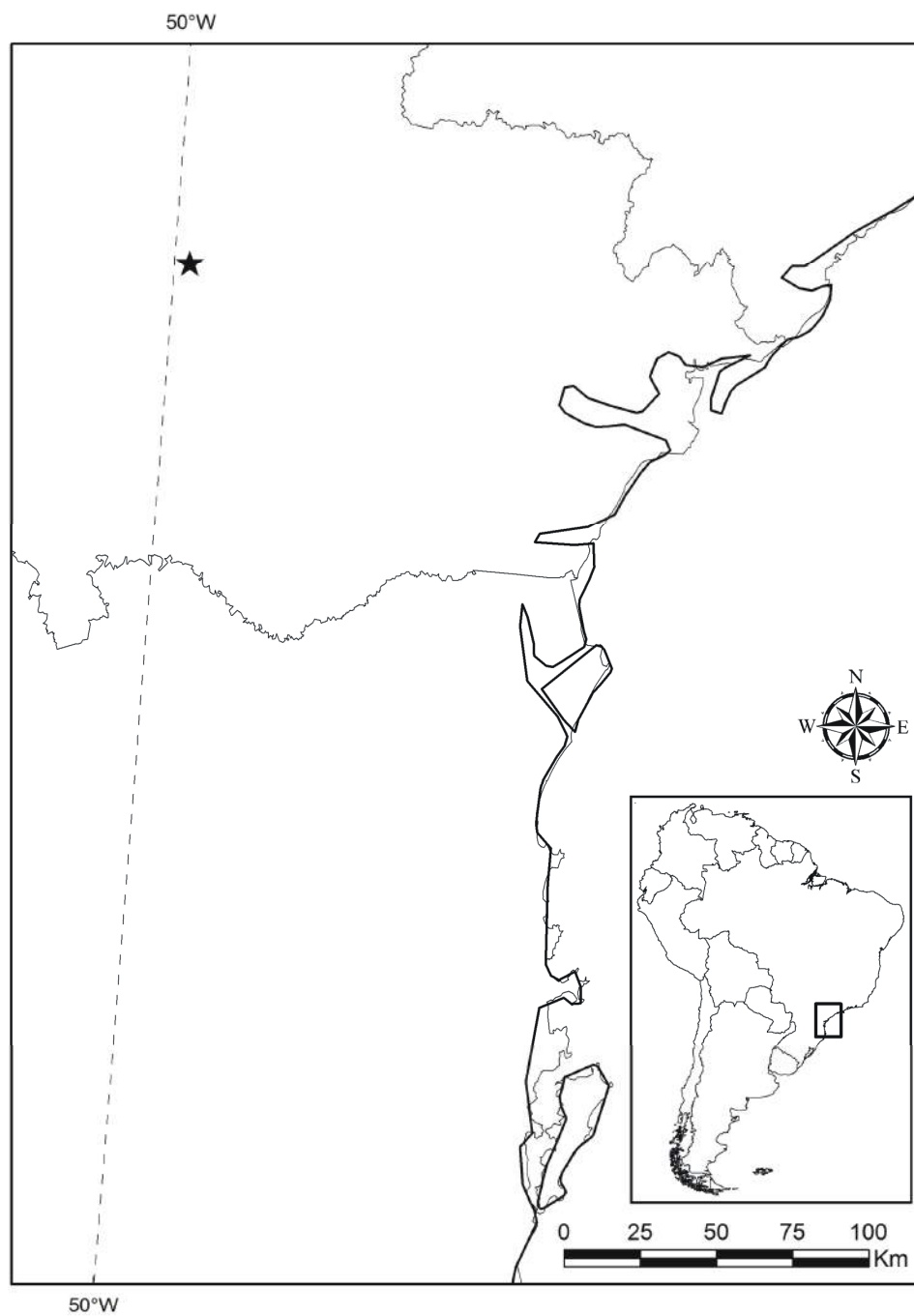


Figura 80. *Hymenophyllum filmenofilicum*. Área de distribución de la especie.

36- *Hymenophyllum fragile* (Hedw.) C.V. Morton, Contr. U.S. Natl. Herb. 29(3): 172. 1947. *Trichomanes fragile* Hedw., Fil. Gen. Sp. t. 18. 1802. *Sphaerocionium fragile* (Hedw.) Pic. Serm., Webbia 28: 471. 1973. TIPO: “America meridionalis”, *Anon. s.n.* (holotipo G, no visto). Figura 81.

Rizomas filiformes, ramificados, castaño-oscuros, de 0,14-0,2 mm. diám., con escasos pelos translúcidos simples, paucicelulares, de 0,3-0,5 mm long., más densos cerca de raicillas y pecíolos, y en las partes jóvenes; **frondes** distanciadas, de 3,5-10 cm long.; **pecíolos** castaño-oscuros, teretes, de 0,15-0,18 mm. diám., no alados, de 1,2-2,3 cm long., con abundantes pelos translúcidos desde simples hasta estrellados; **láminas** lineares a aovado-lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 2,5-8 x 1,1-1,5 cm, con pelos estrellados con un corto pedicelo y basalmente estrellados sobre los márgenes, lámina y nervaduras; **raquis** castaño-oscuro, alado, con alas más anchas que los segmentos, densamente piloso, con pelos estrellados cortamente pedicelados o sésiles, y naciendo varios del mismo punto o cercanamente, sobre las nervaduras, parénquima y margen; **nervaduras** castaño-oscuros; **pinnas** flabeladas a trapeziformes, en general las basales más desarrolladas y divididas, pinnatífidas, de 0,4-0,9 x 0,4-0,7 cm, simétricas, sin un eje predominante, alternas; **segmentos** oblongos, de 1-1,4 mm lat., ápice redondo o emarginado, margen entero, con abundantes pelos basalmente estrellados sobre el margen y la superficie de la lámina, y estrellados con un pedicelo de largo variable sobre los ejes; **soros** sésiles, sobre el extremo de los segmentos en todas las pinnas excepto las basales; **indusios** orbiculares a suborbiculares, en general más anchos que largos, pequeños, más angostos que el segmento que en general se ensancha formando dos lóbulos, inmersos en la lámina hasta la mitad, de 0,6-0,8 x 0,8-1 mm., de base redondeada a obtusa y ápice redondo, profusamente cubiertos de pelos estrellados o bifurcados sobre el margen, y basalmente estrellados sobre la superficie, valvas abiertas más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, de aprox. la mitad del largo de la valva, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie citada para México, Guatemala, Honduras, Costa Rica, Panamá, Antillas Mayores, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Mickel & Smith, 2004). En Brasil se halla en Espírito Santo, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (fig. 82). Epífita o epipétrica en selvas umbrófilas densas, habita entre los 900 y los 1600 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Espírito Santo, Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, Localidade de Bateias, Floresta Ombrófila Densa Altomontana, 1250 m, 13-II-2008, Labiak 4590 (UPCB 66855). Paraná, Piraquara, Mananciais da Serra, 910 m, 05-VI-2005, Matos 581 (UPCB 68605); idem,

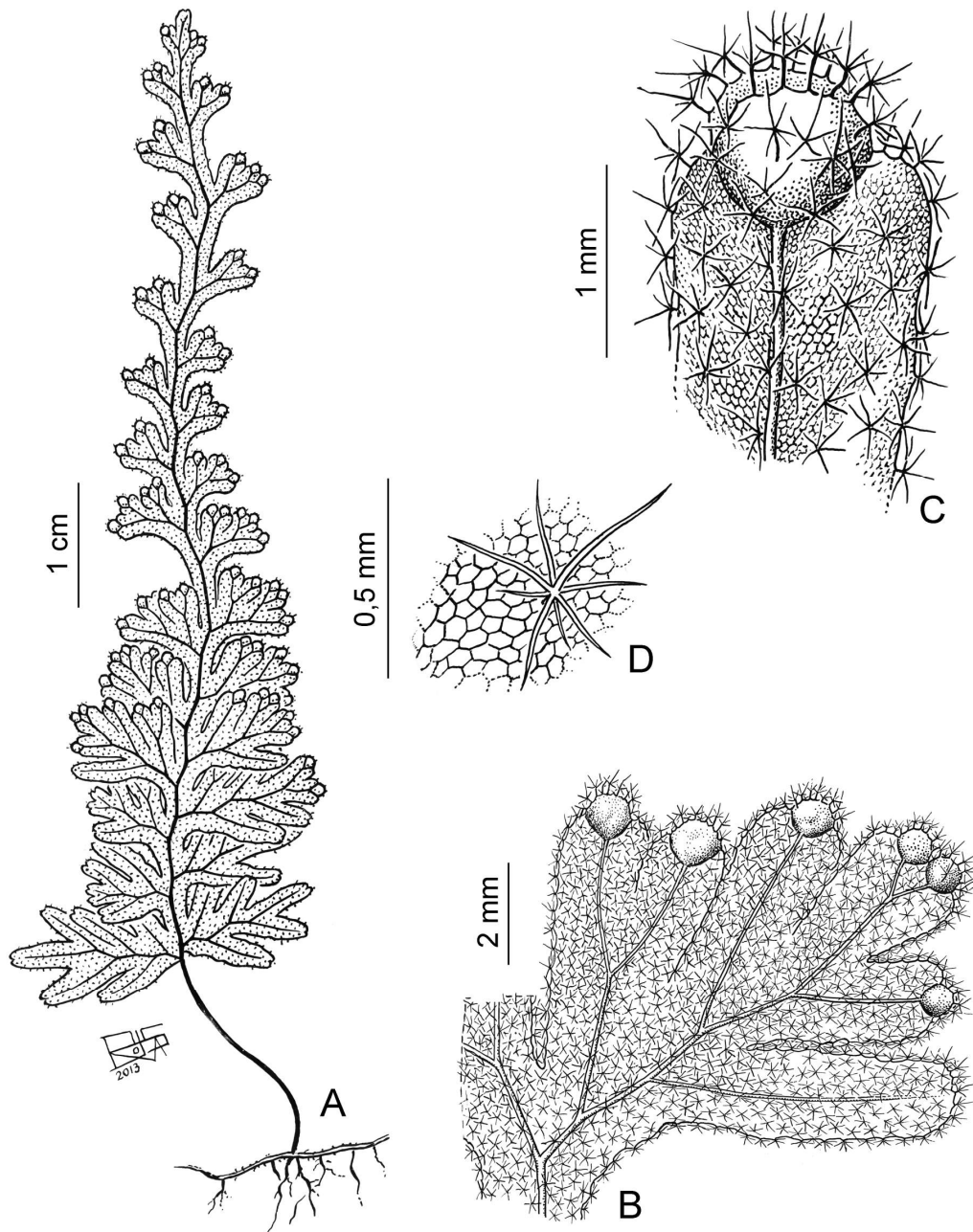


Figura 81. *Hymenophyllum fragile*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de un indusio. D, pelos de la superficie de la lámina.

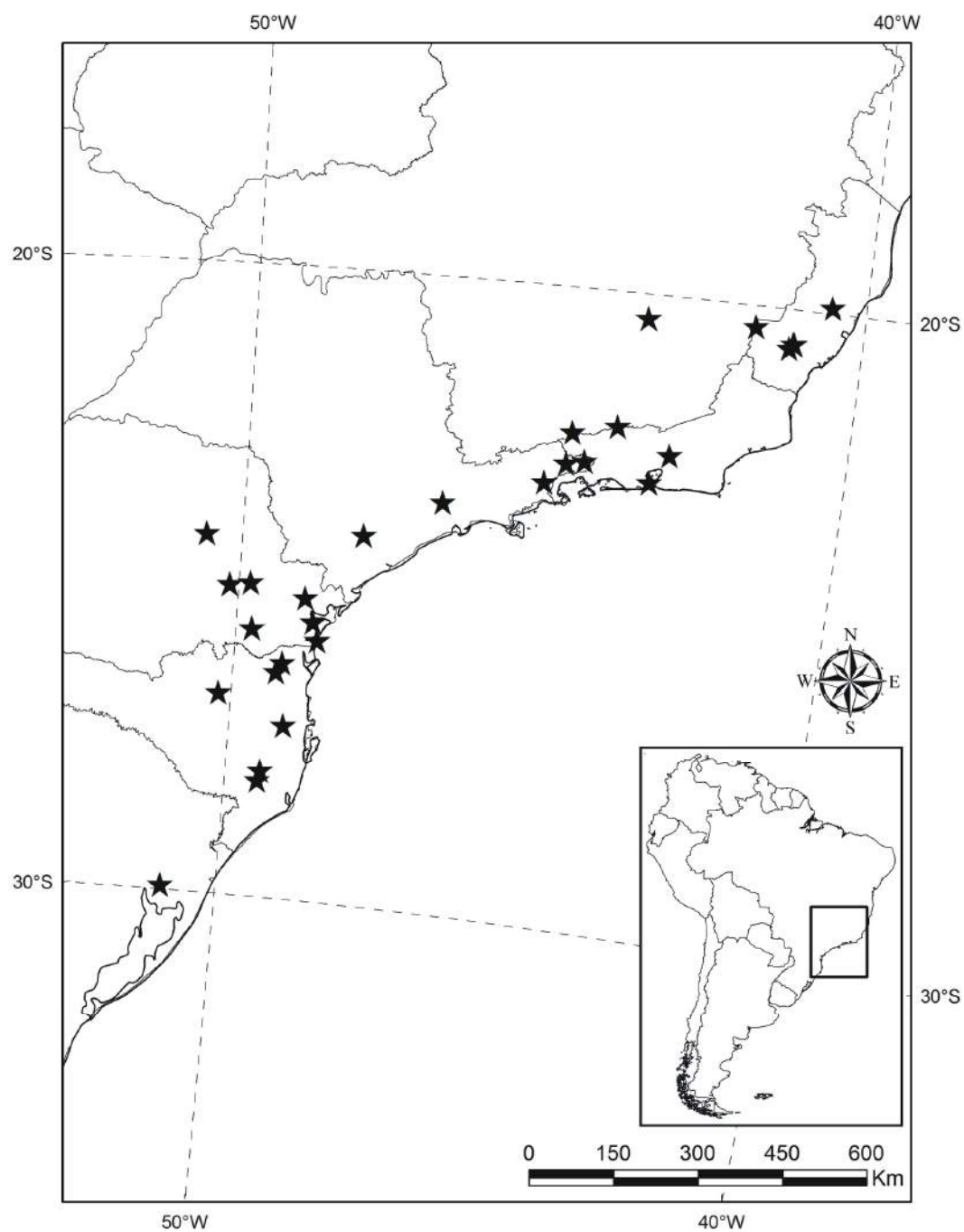


Figura 82. *Hymenophyllum fragile*. Área de distribución de la especie.

07-II-1968, Dombrowski 2861 (CTES); idem, Floresta Ombrófila Densa Montana, 1000 m, 04-X-2003, Agustini 6 (UPCB 54798); Alexandra, PN Saint-Hilaire/Lange (Serra da Prata), 1030 m, 21-V-2005, Paciencia 2186 (UPCB 57973). Rio de Janeiro, Teresópolis, 1200 m, 04-X-1929, Brade 9573 (BA). Rio Grande do Sul, Santa Cruz, Serra de João Rodriguez, Ad rupes humiditas, 1905, Jürgens s.n. (7), Herbario E. Rosenstock N° 15b (SI). Gravataí, Mato Fino, 18-IV-1994, Bueno s.n. (ICN 114023).

OBSERVACIONES

Esta especie se caracteriza por poseer una fronde de tamaño medio, de contorno ovado-lanceolado, con el ápice en general agudo, y por poseer también las pinnas basales divididas hacia ambos lados mientras que las apicales llegan a ser enteras. También son característicos sus indusios redondos en general más pequeños que el segmento que los contiene, en el ápice de éstos. Es muy similar a *H. venustum* que se distingue por poseer pinnas simples, en general no divididas, de largos diferentes dándole un aspecto irregular a la fronde, y por poseer los pelos tanto del margen como de la superficie de la lámina con un pedicelo mas largo. Otra entidad cercana es *H. hirsutum*, esta última se diferencia porque posee pelos sólo sobre los márgenes y las venas.

A pesar de no haber visto el material tipo, la lámina en la publicación original permite ver claramente las características de la especie.

37- *Hymenophyllum glaziovii* Baker, Hooker's Ic. Pl. 7: t. 1612. 1886. *Sphaerocionium glaziovii* (Baker) Pic. Ser. Webbia 28(2): 471. 1973. TIPO: Brasil, "Rio de Janeiro", A. F. M. Glaziou 7890 (holotipo K000589618!). Figura 83.

Rizomas filiformes, 0,2-0,3 mm diám.; **frondes** pendientes, de 20-26 cm long.; **pecíolos** 2-7,5 cm long., 0,2-0,4 mm diám., muy angostamente e inconspicuamente alado hacia el ápice, el ala de 0,1 a raramente 0,4 mm de ancho, escasamente piloso, los pelos mayormente estrellados, 3 brazos, o algunos simplemente bifurcados; **láminas** linear-lanceoladas, 3-pinnatífidas, de 6-15 x 1,5-3 cm, acuminada en el ápice, con escasos pelos sobre las venas, estrellados, 3 o 4 rayos, cortamente pedicelados, o más raro bifurcados, los marginales variables, mayormente doblemente bifurcados o basalmente estrellados, las ramas primarias de alrededor de 0,2 mm long., los brazos elongados, aprox. 0,5 mm long.; **raquis** angostamente alado en todo su largo, con pelos estrellados, mayormente con 4 rayos, cortamente pedicelados; **pinnas** ascendentes, 9 a 10 pares, ovado-lanceoladas, 1-3 cm long., 3-12 mm de ancho, base angosta a peciolada, profundamente pinnatífida, el ala de la costa alrededor de 0,4 mm de ancho; **segmentos** 3 o 4 pares, el basal superior de mas de 11 mm de largo, simple en plantas pequeñas, generalmente bífidos o cuadrífidos, el superior simple, los últimos segmentos lineares, más de 4 mm long.,



Figura 83. *Hymenophyllum glaziovii*. Ejemplar holotipo. A, foto del ejemplar. B, detalle de la planta.

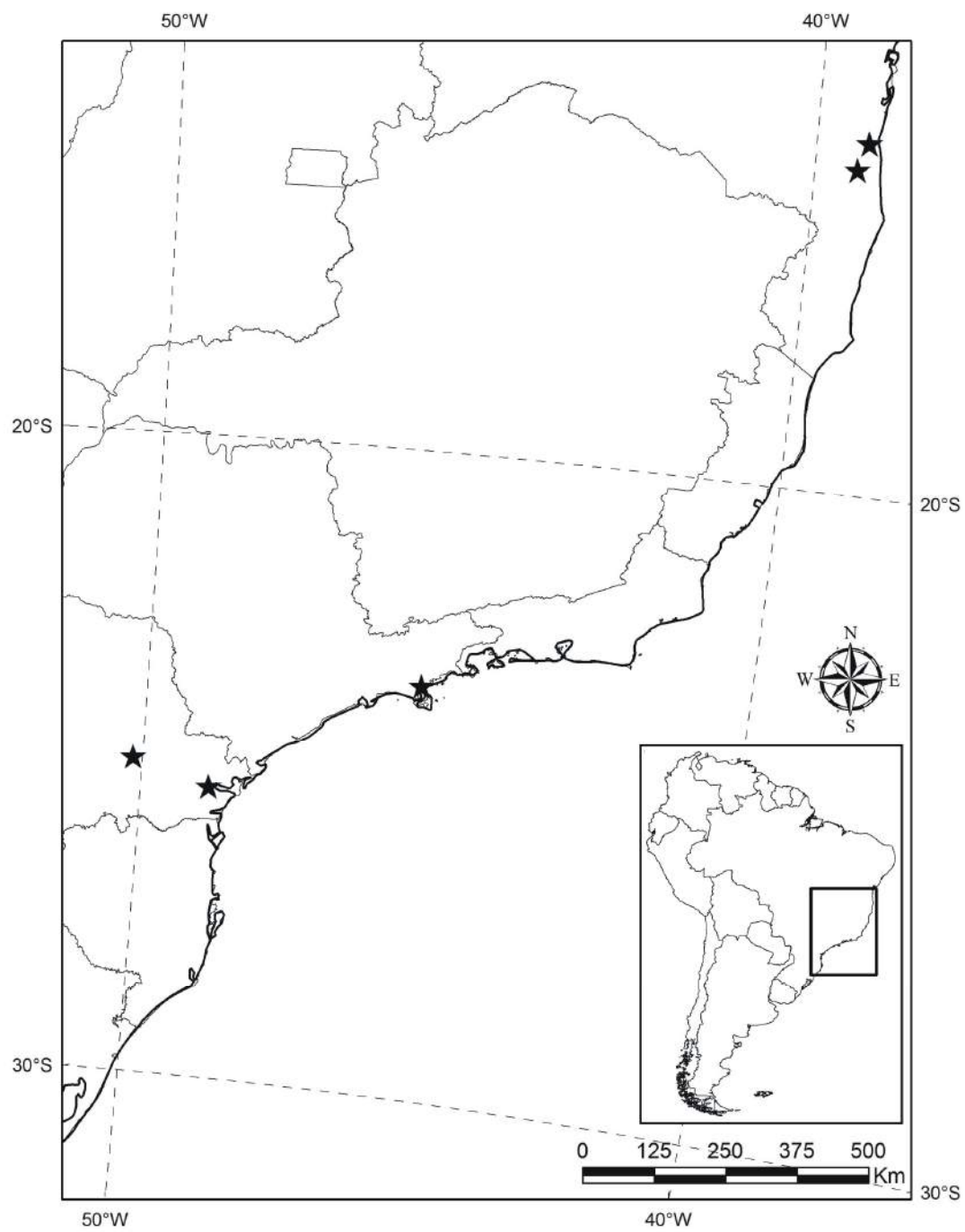


Figura 84. *Hymenophyllum glaziovii*. Área de distribución de la especie.

aprox. 1 mm de ancho; **soros** naciendo en todos los segmentos de las pinnas fértiles; **indusios** aprox. tan anchos como los segmentos, profundamente inmersos en la base, las valvas suborbiculares, 1,3-1,5 mm x aprox. 1,5 mm de ancho, glabras externamente, largamente ciliados, los pelos mayormente simples, 2-celulares y geniculados, a veces bifurcados.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Brasil, habita en Bahia, Paraná, Rio de Janeiro y São Paulo (Windisch, 2013) (fig. 84). Epífita o rupícola.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Paraná, Ponta Grossa, Buraco do Padre, 27-X-1995, Ribas 859 (MBM). São Paulo, 03-XII-1874, Mosén 3101 (B 20 0101476).

OBSERVACIONES

Se caracteriza por su lámina angosta, y sus pinnas ascendentes, pinnatífidas, o raramente 2-pinnatífidas. Esta especie es cercana a *H. hirsutum*, la cual se diferencia por el aspecto de su fronde, más ancha, de forma ovado-lanceolada, y por sus pinnas densas y más divididas.

38- *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw., J. Bot. (Schrader) (2): 99. 1801. *Trichomanes hirsutum* L., Sp. Pl. 2: 1098. 1753. *Sphaerocionium hirsutum* (L.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1843. TIPO: “Habitat in America”, *C. Plumier s.n.* (holotipo P00322153!). Figura 85.

Hymenophyllum ciliatum (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 100. 1802. *Trichomanes ciliatum* Sw., Prodr.: 136. 1788. *Sphaerocionium ciliatum* (Sw.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1843. TIPO: Jamaica, *O. P. Swartz s.n.* (holotipo S-R-2960!, SBT10583!; isotipos B W 20222!, BM000936771!).

Hymenophyllum ciliatum var. *abbreviatum* Rosenst. Hedwigia 56: 360. 1915. TIPO: Brasil, “Est. São Paulo, Ribiera”, VII-1911, *A. C. Brade 5169* (holotipo S06-1111!).

Hymenophyllum boryanum Raddi, Syn. Fil. Bras. 19 (no. 45) 1819, hom. illeg. non Willd. 1810. *Sphaerocionium commutatum* C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1844, nom. nov. para *H. boryanum* Raddi. *Hymenophyllum commutatum* (C. Presl) Bosch, Ned. Kruid. Arch. 4: 413. 1859. TIPO: Brasil, “Brasilia”, *G. Raddi s.n.* (holotipo FI, PI, no vistos).

Hymenophyllum vestitum (C. Presl) Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5(3): 193. 1863. *Sphaerocionium vestitum* C. Presl, Hymenophyllaceae: 58. 1843. TIPO: Brasil “Rio de Janeiro, Est. Rio de Janeiro”, *H. K. Beyrich s.n.* (holotipo PRC?, no visto; lectotipo, aquí designado B200088611!; sintipos B200088610a!, B 200088610b!).

Sphaerocionium grevilleanum C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1844. Nom. nov. para *Hymenophyllum ciliatum* Hook. & Grev. non Sw., Icon. Fil. 1: t. 35. 1827.

Hymenophyllum remotum Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 4: 413. 1848, nom. superfl. TIPO: Saint Vincent, *L. Guilding s.n.* (holotipo K, no visto).

Hymenophyllum caulopteron Fée, Crypt. Vasc. Brésil 1: 197, t. 70, f. 3. 1869. TIPO: Brasil, Rio de Janeiro, A. F. M. *Glaziou 1713* (lectotipo, aquí designado, S06-1107!; isoelectotipos BR0000006966126!, B 20 0088601!, P00622095!). SINTIPOS: Brasil, Rio de Janeiro, “Serra da Estrella”, A. F. M. *Glaziou 920* (P00622097!, UC181455!, US00067526!, NY00807890!, P00622096!, BR0000006966188!, BR0000006966157!, B 20 0088599!, B 20 0088600!); A. F. M. *Glaziou 2269* (P00622094!, BR0000006966096!); A. F. M. *Glaziou 2270* (P00622093!, P00622094!, BR0000006966065!).

Hymenophyllum microcarpon Fée, Crypt. Vasc. Brésil 1: 245. t. 69, f. 3. 1869. TIPO: Brasil, Rio de Janeiro, A. F. M. *Glaziou 2268* (lectotipo, aquí designado, P00622092!; isoelectotipo S06-1110!, P00637562!, BR0000006966034!, B 20 0088602!). SINTIPO: Brasil, Rio de Janeiro, A. F. M. *Glaziou 3351* (no visto).

Rizomas filiformes, castaños, de 0,3-0,5 mm de diám., densamente cubierto de pelos castaños, pluricelulares, simples, translúcidos, oscuros en las uniones entre las células, 0,5-1,2 mm long.; **fondes** distantes, de 6-12 cm long.; **pecíolos** castaños, de 1-2(4) cm long., alados hacia el ápice, de 0,3-1 mm de ancho, de margen plano, con pequeños pelos estrellados de 3 o 4 puntas y desde bifurcados a doblemente estrellados desde la base sobre el margen de las alas; **láminas** ovado-lanceoladas, lanceoladas o linear-lanceoladas, 2-3-pinnatífidas, de 4,9-8 x 1,8-2,8 cm con pelos estrellados a doblemente estrellados desde la base de 3, 4 o 5 puntas sobre los ejes, y simples, bifurcados, estrellados a doblemente estrellados desde la base sobre los márgenes; **raquis** castaño oscuro, alado, con abundantes pelos estrellados de 3 puntas o mas sobre nervaduras, y sobre el margen similares a los descriptos para la lámina, con alas de 0,7-1 mm lat.; **pinnas** ovadas o lanceoladas, las basales reducidas, pinnatífidas a pinnado-pinnatífidas, de 0,5-1,5 x 0,3-0,9 cm, divididas hacia ambos lados, simétricas, con la costa recta o en ocasiones levemente flexuosas, las inferiores en general bien desarrolladas, tan o más divididas que las superiores; **segmentos** oblongos, de 1-1,25 mm lat., ápice redondo, margen entero; **soros** terminales sobre segmentos más o menos cortos, ubicados en las pinnas medias y apicales, a ambos lados de las pinnas; **indusios** redondos o suborbiculares, algo más anchos que largos, escasamente inmersos en la lámina, de base redonda a obtusa, ápice redondo, profusamente cubierto de pelos simples, bifurcados, doblemente bifurcados a estrellados sobre el margen; **receptáculo** cilíndrico, delgado, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie hallada en México, Guatemala, Bélize, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá; Antillas Mayores y Menores; Colombia, Venezuela, Trinidad y Tobago, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Mickel &

Smith, 2004). También se halla en África Tropical y Austral (Sehnem, 1971), e Islas Reunión. En Brasil se la halla en los estados de Amazonas, Bahia, Ceará, Espírito Santo, Minas Gerais, Pará, Paraná, Pernambuco, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (Windisch, 2013) (fig. 86). Epífita, rupícola o terrestre en selva umbrófila densa, entre los 600 y los 1600 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Bahia, Arataca, Serra do Peito de Moça, Estrada Arataca-Una, com entrada no assentamento Santo Antonio, ca. 22,4 km de Arataca, 1000 m, 21-VII-2005, Matos 755 (UPCB 68745). Espírito Santo, Itaguaçu, Morro do Caparaó (de Itaguaçu), 1360 m, 17-VII-2007, Labiak 4169 (UPCB 57547). Paraná, Fazenda Rio Grande, Fazenda da PUC-PR, 28-IX-2009, Michelin 498 (UPCB 67391); Villa Velha, in rupibus umbrosis, 17-XII-1903, Dusén 2750 (SI 164960). Rio de Janeiro, Itatiaia, Rio Bonito, 14-V-1932, Campos Porto 2581 (ICN 1789). Rio Grande do Sul, Montenegro, Morro do Cabrito, 255 m, 05-X-1989, Fernandes 821 (ICN 87243). Santa Catarina, Itapoá, Reserva Volta Velha, 26-III-1994, Labiak 86 (UPCB 25818). São Paulo, Rio Grande, 00-00-1906, Rosenstock 327 (SI); Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27-VIII-1946, Burkart 17465 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie se caracteriza por el aspecto de su fronde, que posee un pecíolo anchamente alado casi hasta la base, una lámina 2-3-pinnatífida, de contorno ovado-lanceolado, en ocasiones hasta subtriangulares. El tamaño de su fronde en general no mayor de 15 cm de largo, y las pinnas divididas en segmentos en general simples con indusios en el ápice de los mismos. Aunque *H. hirsutum* es una especie muy variable, en el presente trabajo se separa a la entidad cercana, *H. ulei*, varias veces considerada un sinónimo. Se encontró que se pueden determinar como *H. ulei* a las plantas de mayor largo, con láminas anchas, ovado-trianguulares, más divididas, 3-4-pinnatífidas, aspecto de la lámina *in sicco* marrón claro, semitransparente, segmentos doblados u ondulados. Sería necesario estudio más exhaustivo para determinar más claramente la identidad de estas especies.

En trabajos anteriores (Morton, 1947; Labiak & Prado, 1998) consideran a las formas de mayor tamaño (*H. vestitum* e *H. ulei*) como parte de la variación de *H. hirsutum*, por lo que las incluyen bajo la sinonimia de esa especie. Lellinger (1991) en cambio considera a *H. vestitum* como una especie diferente, aunque no pudo ver el tipo, más robusta, que ocurre en el sudeste de Brasil, y que se diferencia por poseer pelos estrellados o doblemente estrellados desde la base en el margen de la lámina, y los segmentos ligeramente ondulados.

En el presente trabajo se incluye a *H. vestitum* en la sinonimia de *H. hirsutum* ya que los isotipos observados de *H. vestitum* se corresponden claramente con aquella especie. Se observó

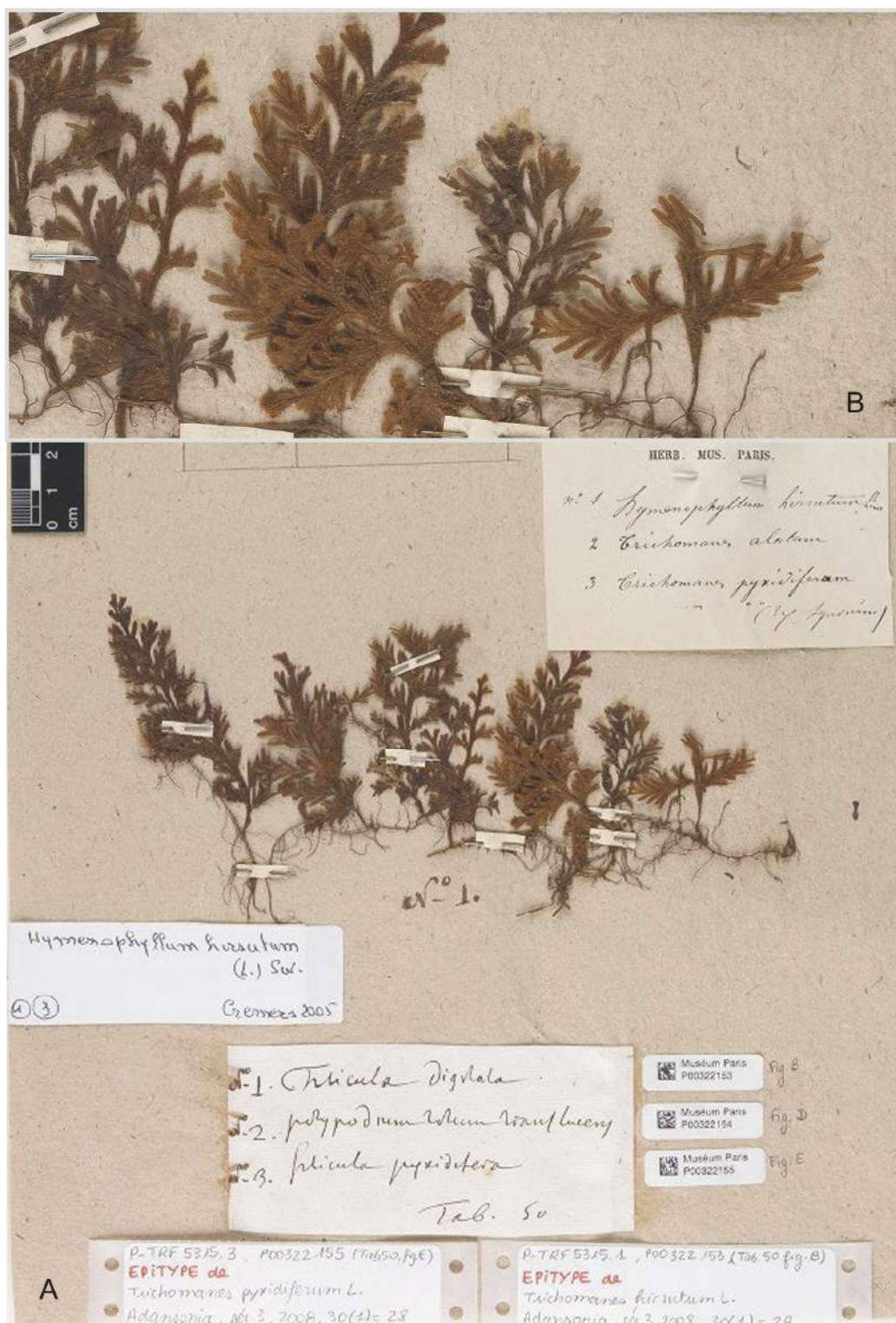


Figura 85. *Hymenophyllum hirsutum*. Ejemplar tipo. A, foto del ejemplar. B, detalle de la planta.

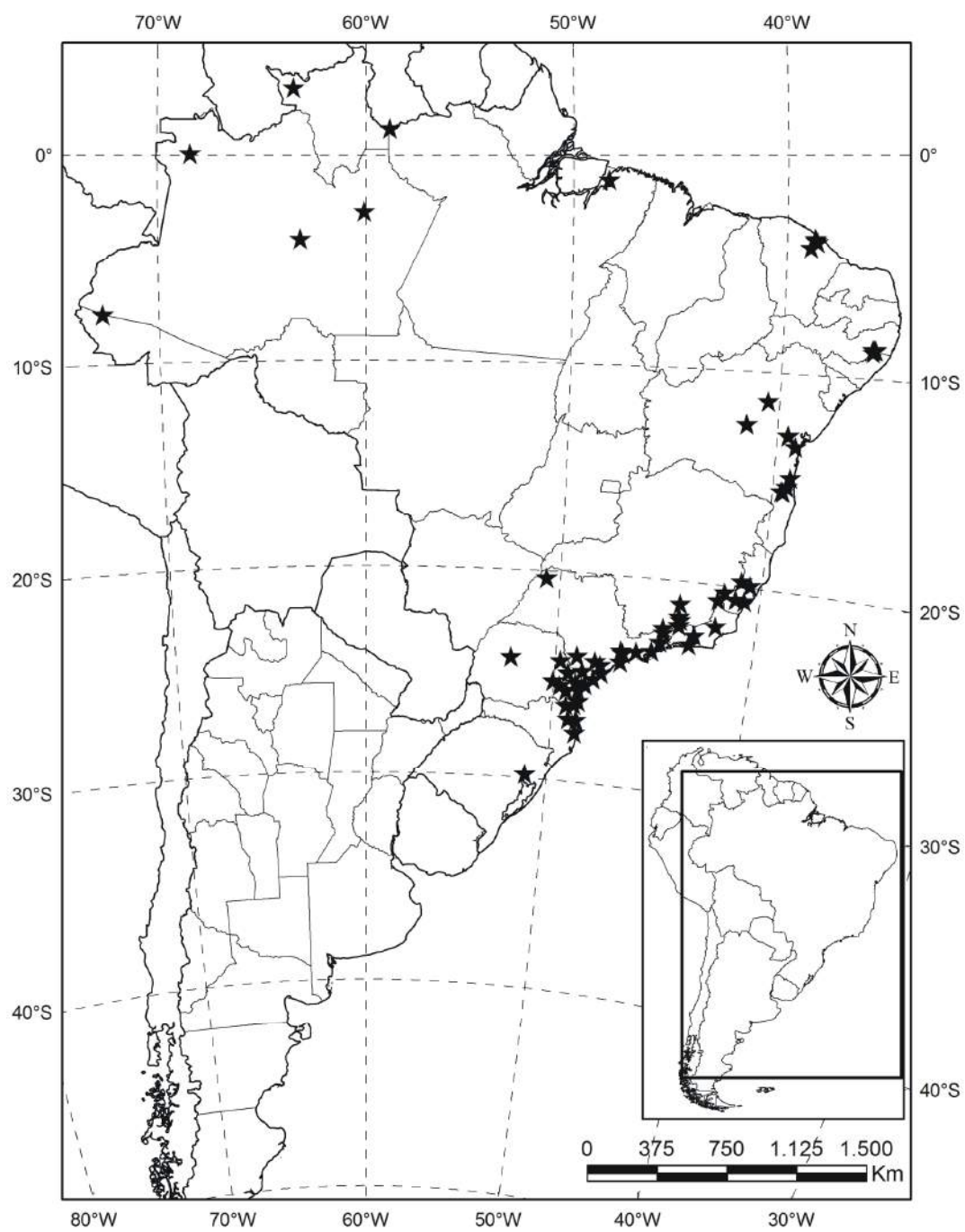


Figura 86. *Hymenophyllum hirsutum*. Área de distribución de la especie.

además en el material adicional, que existe gran variabilidad en los pelos del margen de la lámina, desde bifurcados a doblemente estrellados desde la base. En cambio se elige el nombre *H. ulei* como el taxón de mayor tamaño por corresponder exactamente con el material tipo donde se observaron las diferencias expresadas.

39- *Hymenophyllum lineare* (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 100. 1801. *Trichomanes lineare* Sw., Prodr.: 137. 1788. *Didymoglossum lineare* (Sw.) Desv., Prodr.: 137. 1788. *Sphaerocionium lineare* (Sw.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1843. TIPO: Jamaica, O. P. Swartz s.n. (holotipo S06-1595; isotipo BM000936786!; probable isotipo B-W 20221!). Figura 87.

Hymenophyllum delicatissimum Fée, Crypt. Vasc. Bresil 2: 86, t. 105, fig. 1. 1872. TIPO: Brasil, Minas Gerais, “Serra dos Orgaos, serra da Babylonia, Faz. do Cayado”, 30-VI-1869, A. F. M. Glaziov 3591 (holotipo P00622143!; isotipos P00622076!, P00622077!, BM000936787!, S-R-2968!).

Hymenophyllum moritzianum J.W. Sturm in Martius, Fl. Bras. 1(2): 295. 1859. TIPO: “Habitat in Venezuela prope Mérida, ad rupes in locis humidis”, J. W. K. Moritz 344 (holotipo B 20 0102067!; isotipos BR0000005906130!, BR0000005838691!).

Rizomas filiformes, castaño oscuros, de alrededor de 0,2 mm diám., cubierto de largos pelos ferrugíneos, algo traslúcidos, simples o bifurcados, pluricelulares articulados cuando simples; **hojas** distantes, de 5-10 cm long.; **pecíolos** castaño oscuros, no alados, de 1-3 cm long., con pelos articulados simples o bifurcados; **láminas** lineares a linear-lanceoladas, pinnado-pinnatífidas, de 4-9 x 1,5-4 cm, redondeadas o agudas en el ápice, en apariencia glabras aunque con pelos sobre nervaduras y márgenes (más densos sobre los márgenes), desde simples unicelulares, hasta basalmente bifurcados con una rama simple y otra furcada nuevamente, hasta estrellados; **raquis** angostamente alado con el lado de donde sale la pinna mas desarrollado, o no alado; **pinnas** flabeladas, desarrolladas hacia ambos lados, las inferiores mas divididas, hasta simples las superiores; **segmentos** oblongos de 0,5-1 mm de ancho; **soros** terminales, sobre las pinnas superiores; **indusios** poco inmersos en el tejido, redondos, de base plana a redonda, de ápice redondo cubierto de largos pelos simples, bifurcados, o basalmente bifurcados.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se halla en Jamaica, Ecuador, Perú y Brasil (Sehnem, 1971). En Brasil se encuentra en los estados de Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, São Paulo (Windisch, 2013) (fig. 88). Crece sobre barrancos, rocas o troncos de árboles formando cojines (Sehnem, 1971).

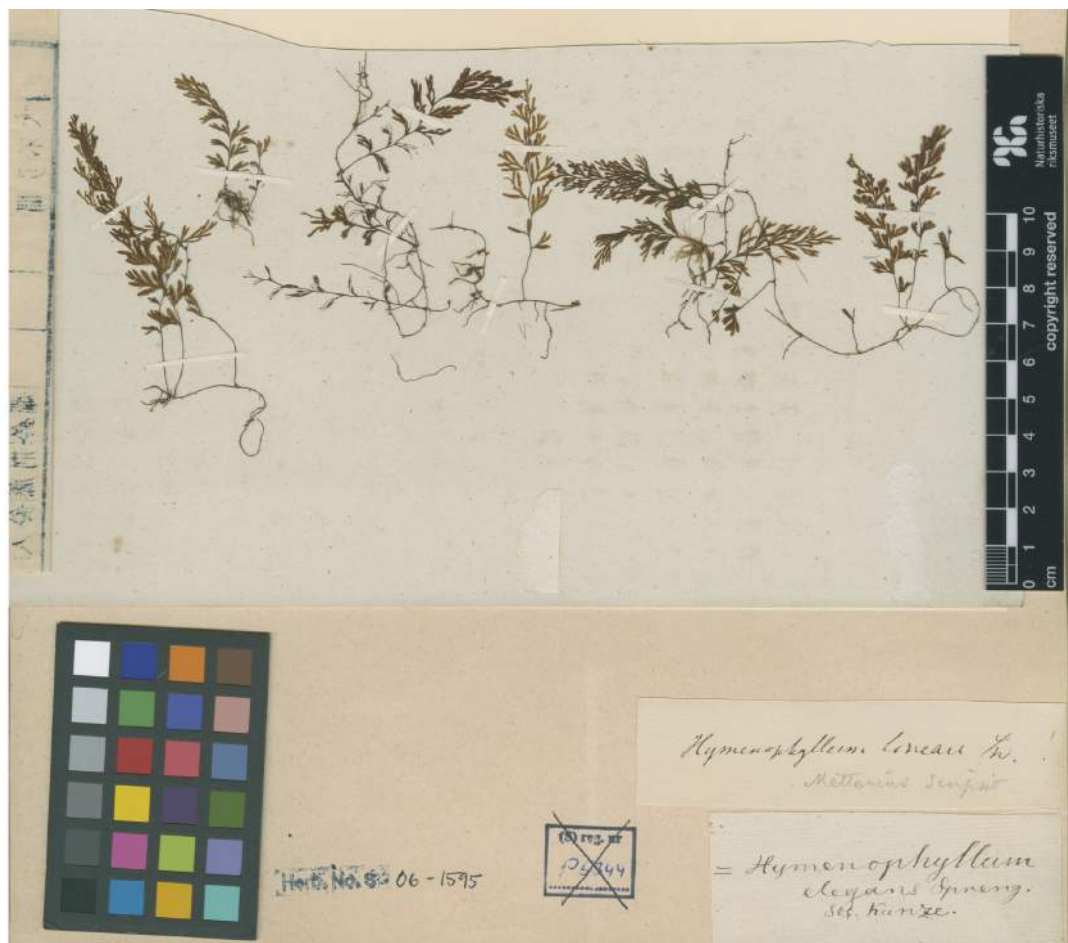


Figura 87. *Hymenophyllum lineare*. Ejemplar holotipo.

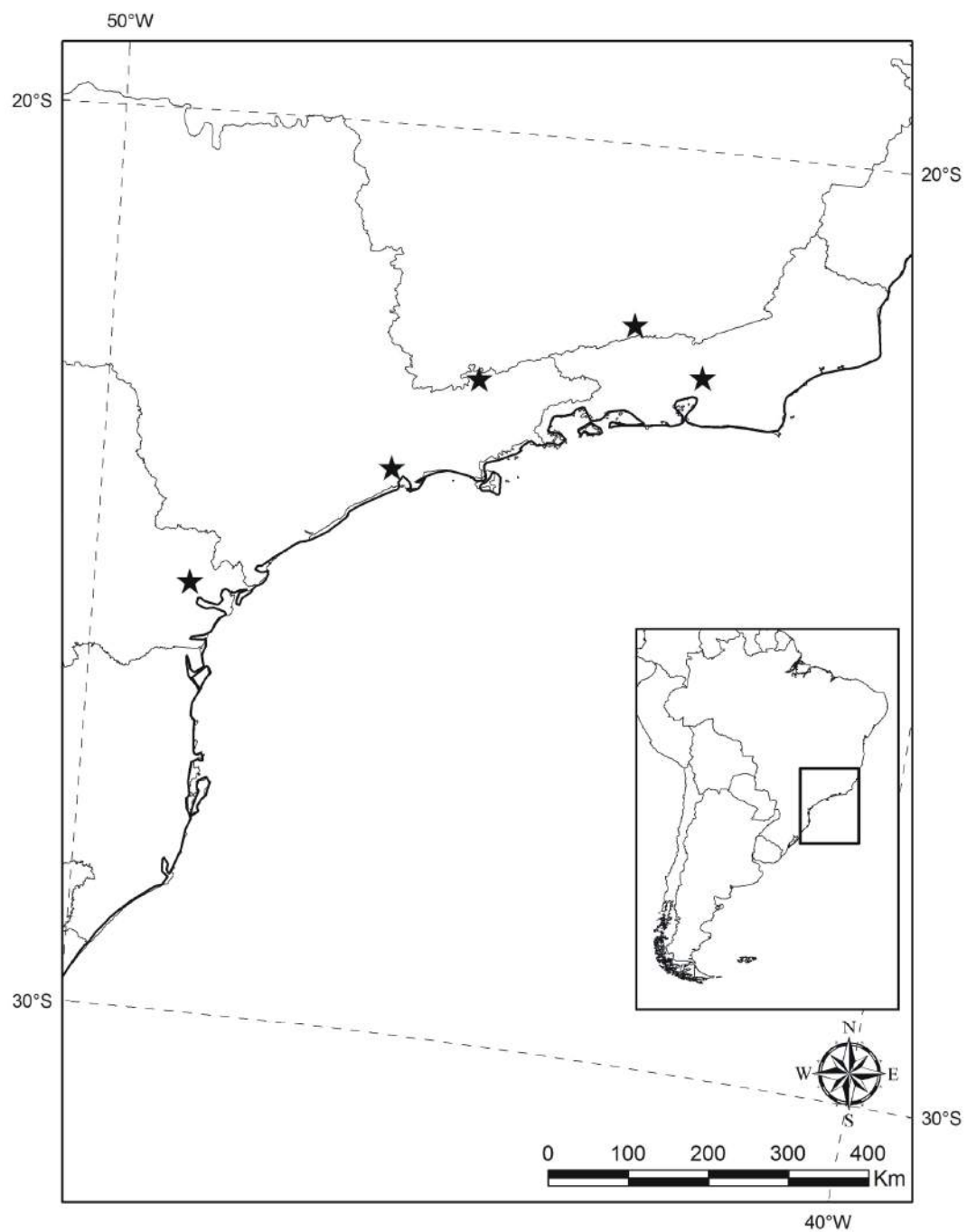


Figura 88. *Hymenophyllum lineare*. Área de distribución de la especie.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Paraná, Guaratuba, Pedra Branca de Araquara, 17-X-1964, Hatschbach 11725 (MBM).

OBSERVACIONES

Especie cercana a *H. elegans* (véase observaciones bajo esta especie).

40- *Hymenophyllum microcarpum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 333. 1827. *Mecodium microcarpum* (Desv.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 25. 1938. *Sphaerocionium microcarpum* (Desv.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 34. 1938. TIPO: República Dominicana, La Española, "Habitat in Hispaniola", N. A. Desvaux s.n. (holotipo P00622141!; isotipos BM000936777!, K000589625!, K000589626!, US, no visto). Figura 89.

Hymenophyllum organense Hook., Sp. Fil.1: 90, t. 32b. 1846. TIPO: Brasil, Rio de Janeiro, "Hab. Mostly shady rocks, Organ Mountains", G. Gardner 210 (holotipo K000589626!; sintipos K000589625!, P00622139!).

Hymenophyllum beyrichianum Kunze, Linnaea 9: 108. 1834. TIPO: Perú, "In arborum truncis flor. Peruvian. ad Pampayaco", 07/1829, *Herb. Kunze* (holotipo K000589622!). Brasil, "Sierra d'Estrella", H. K. Beyrich s.n. (paratipo K000589623!).

Rizomas filiformes, ramificados, castaño-claros, de 0,4-0,6 mm diám., densamente cubierto por pelos translúcidos simples, multicelulares, de 0,8-1,1 mm long.; **frondes** distantes, de 22-27,5 cm; **pecíolos** castaño-oscuros, de 6-9 cm long., no alados o en ocasiones alados hacia el ápice, con escasos pelos patentes, translúcidos, paucicelulares, simples, bifurcados o estrellados; **láminas** ovado-lanceoladas, 3-pinnatífidas, de 13-21 x 6-9 cm., con pelos simples en los márgenes, y simples, bifurcados o estrellados sobre los márgenes; **raquis** castaño-oscuro o negro, con alas en todo su largo, margen algo ondulado con pelos simples, basalmente bifurcados, o estrellados sobre los ejes y margen de las alas; **pinnas** ovadas u ovado-lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 4-5 x 1-2 cm, divididas hacia ambos lados, con pelos simples o bifurcados translúcidos sobre los márgenes, nervaduras oscuras; **segmentos** oblongos, de 0,7-0,9 mm., ápice redondo, margen entero, con pelos simples uni o bicelulares en ocasiones basalmente bifurcados sobre el margen, y simples, bifurcados o estrellados sobre las nervaduras; **soros** sobre las pinnas medias y superiores, en ambos lados de las pinnas, y sobre todo en los segmentos de los extremos de las pinnas, terminales sobre segmentos algo angostados; **indusios** ovados u ovado-lanceolados, un poco más anchos que el segmento, poco inmersos en la lámina, de base plana a obtusa formada por la simple división de la lámina sin engrosamiento, y ápice

agudo, eroso o irregular, glabro, valvas abiertas desde la base; **receptáculo** cilíndrico o algo engrosado en el centro, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se encuentra desde el sur de México, América central, Antillas Mayores, Colombia, Venezuela, Guyana, Ecuador, Perú y Bolivia. En Brasil se distribuye en Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina y São Paulo (Windisch, 2013) (fig. 90). Rupícola o epífita, en selva umbrófila densa y mixta, habita entre los 300 y los 1400 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Paraná, Morretes, Parque Estadual do Marumbi, Morro do Facaozinho, 08/12/2001, Labiak, P.H. 1991 (UPCB 54784); Piraquara, Mananciais da Serra, 1000 m, 27/11/2009, Michelon, C. 385 (UPCB 66316); Campina Grande do Sul, Barra Samambaiçu (falda), 1100, 22/05/1971, Imaguire, N. 537 (PACA 74821); Rio de Janeiro, Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, 1220 m, 10/01/2008, Labiak, P.H. 4420 (UPCB 61047); Itatiaia, 17/07/1937, Castellanos s.n. (BA 20634); Parque Nacional Itatiaia, Maromba, 00/12/2006, Sylvestre, L.S. 1881 (SP, RB); Teresópolis, 02/10/1929, Brade, A.C. 9551 (BA); Santa Catarina, Ilhota, Morro do Baú, 850 m, 29/01/1948, Reitz, P. R. 3021 (HBR); São Paulo, Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27/08/1946, Burkart, A. 17464 (SI); Río Grande, 00/03/1905, Rosenstock, E. 65 (leg. I.M. Wacket) (SI).

OBSERVACIONES

Especie de gran porte, dentro de las especies de mayor tamaño se caracteriza por la forma de su lámina ovado-lanceolada, por los pelos simples sobre el margen, y por los indusios ovados u ovado-lanceolados. Se asemeja a *H. ulei*, principalmente por el porte, pero se diferencia tanto por el tipo de pelos en los márgenes, y en las nervaduras como por la forma de los indusios, orbiculares.

Dentro del material original de *H. beyrichianum*, aunque su holotipo es un espécimen de Perú, en el protólogo también se cita un ejemplar de Brasil, “Sierra d’Estrella”, *H. K. Beyrich s.n.* (paratipo K000589623!) como incluido dentro de la circunscripción de la especie, por lo que se estudió este material. Aquí se considera que se trata de la misma especie, por lo tanto se incluye a *H. beyrichianum* en la sinonimia de *H. microcarpum*.

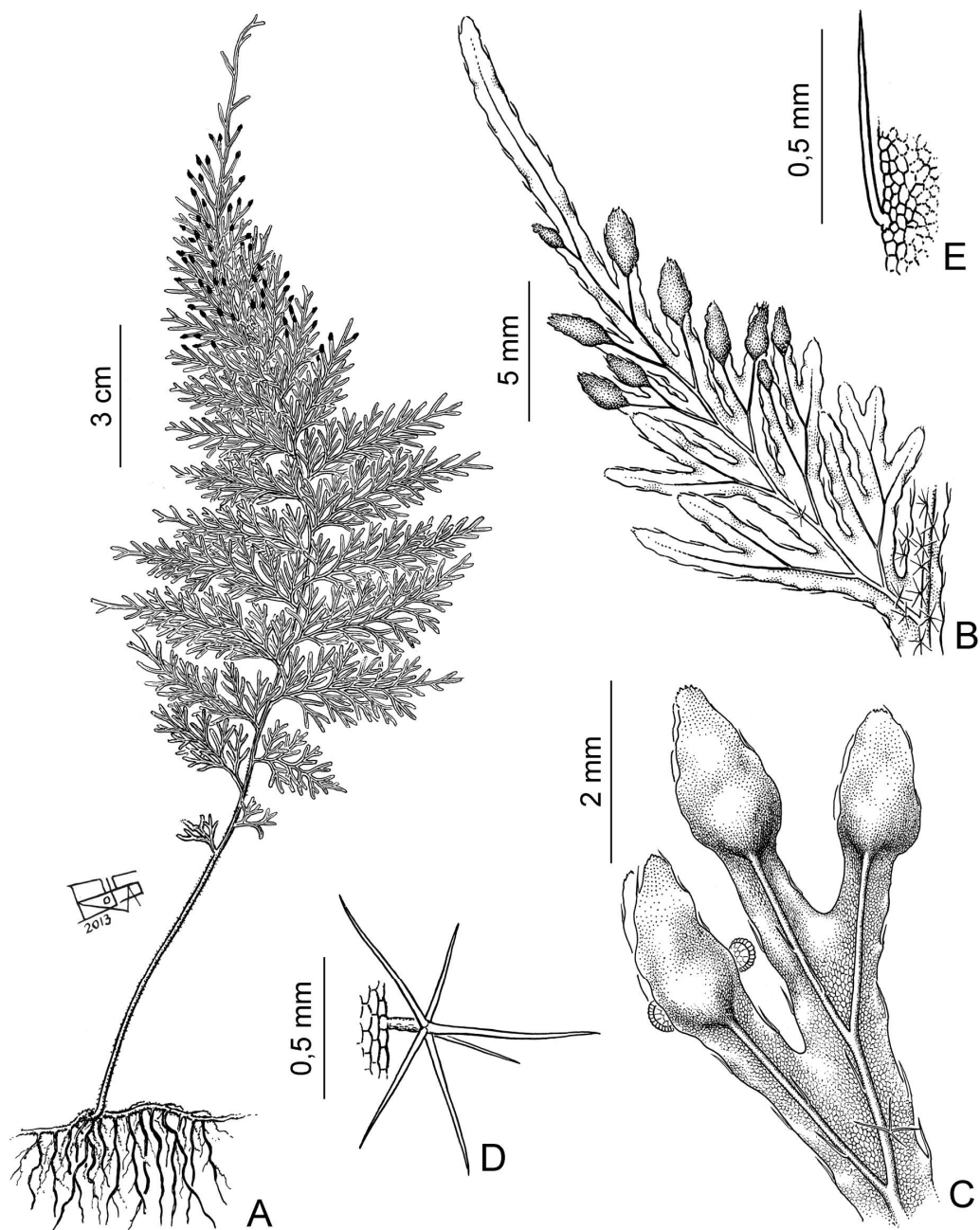


Figura 89. *Hymenophyllum microcarpum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de indusios. D, pelo de los ejes. E, pelo del margen de la lámina.

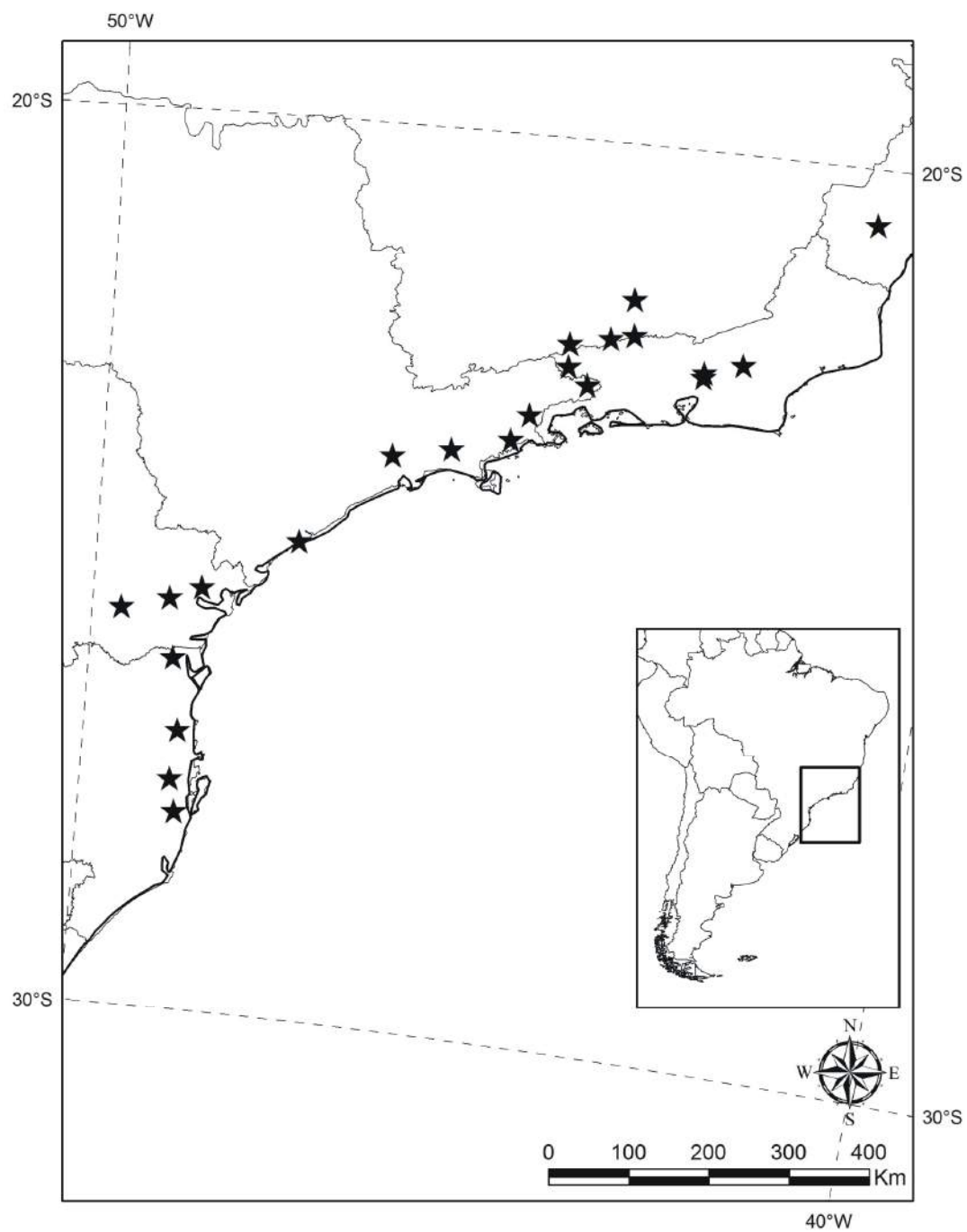


Figura 90. *Hymenophyllum microcarpum*. Área de distribución de la especie.

41- *Hymenophyllum plumosum* Kaulf., Enum. Filic. 267. 1824. *Sphaerocionium plumosum* (Kaulf.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 30. 1938. TIPO: Brasil, “Habitat in Brasilia”, *L.K.A. v. Chamisso s.n.* (holotipo LE, no visto). Figura 91.

Sphaerocionium aureum C. Presl, Hymenophyllaceae 2: 57. 1843. TIPO: Brasil, “Brasilia meridionalis”, *F. Sellow s.n.* (lectotipo, aquí designado B20 0102395!; isoelectotipos B20 0102396!, B20 0102397!, B20 0102398!, B20 0102399!).

Rizomas filiformes, ramificados, castaños claro, de 0,26-0,4 mm diám. con numerosos pelos simples parduscos, articulados, largos, delgados; **frondes** distantes, péndulas, de crecimiento indeterminado, de más de 30 hasta 70 cm long.; **pecíolos** pardo-oscuros, brillantes, de 2,5-7 cm long., no alados, glabros, o solo con delgados pelos en su ápice y su base, simples o furcados, delgados, castaño-traslúcidos; **láminas** lineares, pinnado-1-2-pinnatífidas, 12-60 x 2,5-5 cm, de color verde oliva, densamente cubierta de pelos estrellados subsésiles en nervaduras, parénquima y margen, los pelos con un pedicelo corto uni o multicelular, con 5 o más rayos simples, largos unicelulares, algunos hasta estrellados; **raquis** oscuro, no alado, completamente cubierto de pelos estrellados subsésiles; **pinnas** lanceoladas, pinnatífidas a bipinnatífidas, de 1,4-4 x 0,6-1 cm, alternas, divididas hacia ambos lados, simétricas, las inferiores reducidas; **segmentos** lineares, de 0,4-0,6 mm lat., ápice redondeado, densamente cubiertos de pelos; **soros** terminales sobre las pinnas medias y superiores, en segmentos de largo normal, a ambos lados de la pinna; **indusios** globosos, orbiculares, no inmersos en la lámina, de base redondeada y ápice irregular, valvas abiertas más de la mitad, densamente cubiertos de pelos, simples, bifurcados o estrellados; **receptáculo** cilíndrico, corto, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie ha sido citada desde Costa Rica a Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil (Tryon & Stolze, 1989). En Brasil habita en los estados de Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Río de Janeiro y São Paulo (fig. 92). Rupícola o epífita, con sus frondes pendientes, habita entre los 1000 y los 1800 m s.m., en florestas umbrófilas mixtas y campo rupestres.

ESPECIMENES EXAMINADOS

BRASIL, Minas Gerais, Lima Duarte, Distrito de Conceição do Ibitipoca, 1341 m, 08-V-2002, Marquete 3223 (RB 377455). Paraná, Balsa Nova, Serra São Luis do Puruña, 26-I-1985, Berry 4479 (MBM). Ponta Grossa, Parque Estadual de Vila Velha, 14-XII-2004, Schwartzburd 462 (UPCB 54313). Balsa Nova, Serra São Luis do Puruna, próximo do Cristo, 20-IX-2008, Silva 6990 (RB 496904). Rio de Janeiro, Itatiaia, Maromba, 14-VI-1932, Campos Porto 2616 (RB); Sierra de Itatiaia, 1000 m, 25-VI-1930, Brade 10210 (BA); Petrópolis, 00-V-1882, Glaziou 6116 (SI). São Paulo, Campos de Jordão, 20-II-1937, Campos Porto 3027 (RB).



Figura 91. *Hymenophyllum plumosum*. Ejemplar lectotipo de *Sphaerocionium aureum* C. Presl (= *Hymenophyllum plumosum*).

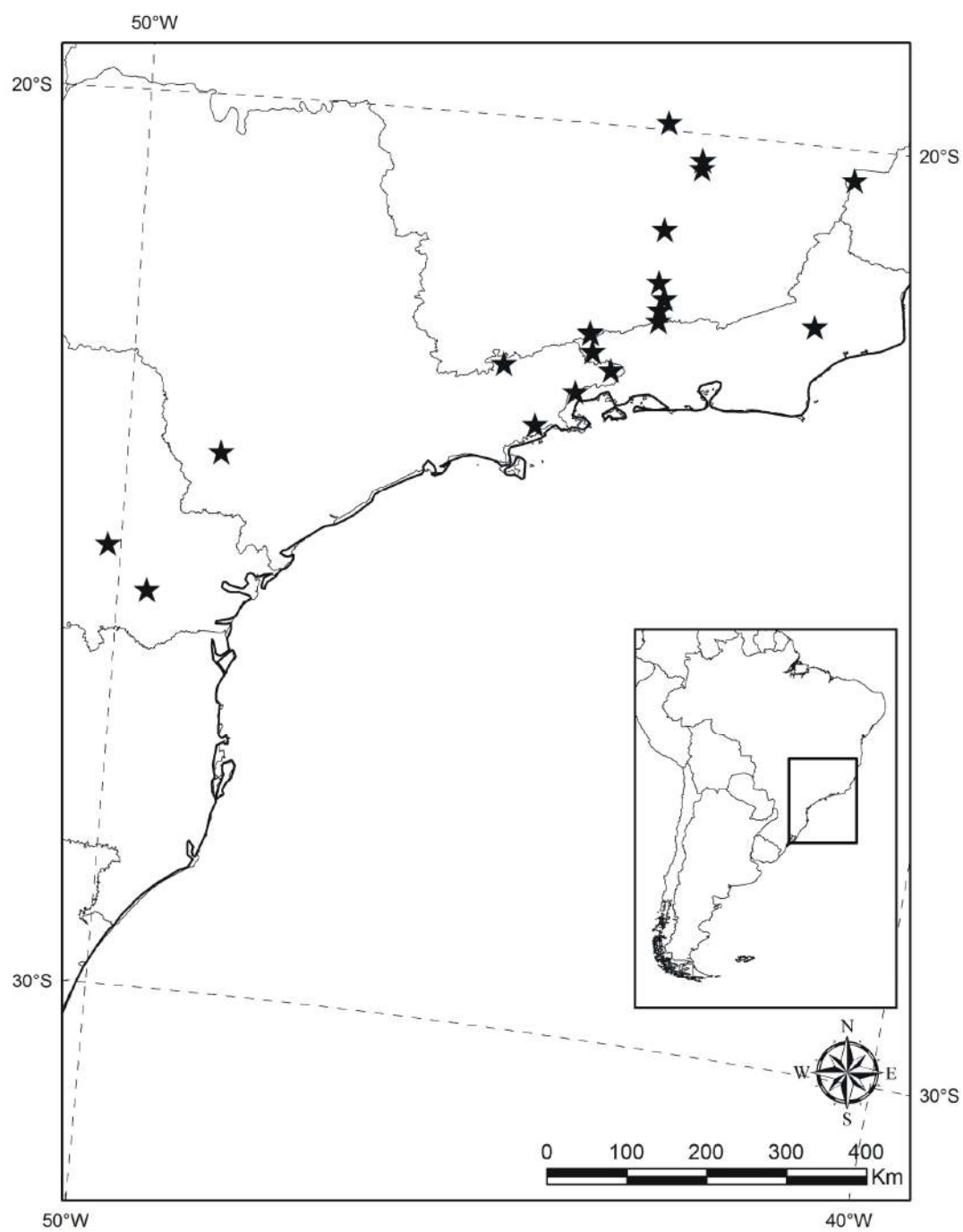


Figura 92. *Hymenophyllum plumosum*. Área de distribución de la especie.

OBSERVACIONES

Especie muy vistosa, característica por su gran tamaño, densa pilosidad, y por el contorno y aspecto de sus pinnas lanceoladas, compactas, con los segmentos acroscópicos rematados en indusios lo que le da una forma fácil de reconocer. Se asemeja a *H. rufum*, especie que posee menor pilosidad y pinnas laxamente dispuestas.

Se designó como lectotipo de *Sphaerocionium aureum* el ejemplar de B, B20 0102395, por ser el más completo y contener más datos en su etiqueta.

42- *Hymenophyllum pulchellum* Schltdl. & Cham., Linnaea 5: 618. 1830. *Sphaerocionium pulchellum* (Schltdl. & Cham.) C. Presl, Hymenophyllaceae: 34. 1843. TIPO: México, “ad rupes umbrosas prope Jalacingo”, 28-11-1829, *C. J. W. Schiede & F. Deppe s.n.* (lectotipo, aquí designado HAL0081863!; isolectotipos B 20 0102593!, B 20 0102594!). SINTIPO: Isla Bourbon, “Réunion: in insula Borbonia”, *Moritz 4344* (B-W 20239!). Figura 93.

Hymenophyllum chrysotrix Sturm, Fl. Bras. (Martius) 1(2): 298. 1859. TIPO: Brasil, Serra d'Estrella, *C. F. P. von Martius s.n.* (holotipo BR0000006960155!).

Hymenophyllum lineare (Sw.) Sw. var. *brasiliense* Rosenst., Hedw. 46: 74. 1907. TIPO: Brasil, “Lages, Capao Alto und Serra do Campo Bello”, *C. Spannagel 121* (lectotipo, aquí designado, S06-1173!). SINTIPOS: Brasil, “S. Cruz, Herbal do paredao”, *C. Jürgens 157* (ICN!, P00622150!, P00622151!, S06-1155!, S06-1170!); “Queimados”, *M. Schmalz 178* (S06-1172!).

Sinonimia más extensa en Mickel & Smith (2004).

Rizomas filiformes, ramificados, castaños, de 0,2-0,3 mm diám., densamente cubierto de pelos castaños, traslúcidos, simples, multicelulares, de 0,7-0,8 mm long.; **frondes** de crecimiento indeterminado, distantes, 15-30 cm long. o mas; **pecíolos** castaño-oscuros, de 4,5-6,5 cm long, no alados, del mismo grosor que el rizoma, con pelos articulados, simples, bifurcados o estrellados, castaños, de 1-2,3 mm long; **láminas** lineares, pinnado a bipinnado-pinnatífidas, 4-18 x 1-4 cm, con pelos estrellados o doblemente estrellados desde la base, cortamente pedicelados o sésiles sobre márgenes y nervaduras (no en la superficie laminar), nervaduras castaños; **raquis** castaño oscuro, no alado, densamente cubierto de pelos articulados, simples o estrellados; **pinnas** lanceadas, pinnatífidas a bipinnatífidas, de 1,5-2,5 x 0,5-1 cm, con peciolulo no alado, divididas hacia ambos lados; **segmentos** oblongos, de 0,6-1 mm lat., ápice redondeado, margen entero, los basiscópicos en general simples o bifurcados, los acroscópicos desde simples hasta bifurcados 2 o 3 veces, con abundantes pelos doblemente estrellados desde

la base sobre los márgenes, y estrellados hasta con 6 puntas, mas escasos, sobre las nervaduras; **soros** en las pinnas medias y apicales, en el extremo de segmentos de ancho normal, ubicados alrededor de toda la pinna, sésiles; **indusios** suborbiculares, levemente inmersos en la lámina, de base obtusa no engrosada, ápice redondo, margen entero, densamente cubierto de pelos simples, bifurcados y estrellados a doblemente estrellados desde la base, valvas abiertas mas de la mitad; **receptáculo** cilíndrico, adelgazándose en la base, del mismo diámetro que la nervadura, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie se encuentra en México, Guatemala, Bélize, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, y Brasil (Mickel & Smith, 2004). En Brasil se distribuye en Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (Windisch, 2012) (fig 94). Habita entre los 250 y los 1500 m s.m., es epífita o rupícola en selva umbrófila densa o mixta. Frondes pendientes formando densas colonias.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Bahia, Arataca, Serra do Peito de Moça, Estrada que liga Arataca à Una, ramal ca. 22,4 km de Arataca com entrada no assentamento Santo Antonio, RPPN "Caminho das Pedras", 1000 m, 16/02/2006, Matos 1014 (UPCB 69022). Espírito Santo, Itaguaçu, Morro do Caparaó (de Itaguaçu), 1360 m, 17/07/2007, Labiak 4171 (UPCB 57549). Paraná, Piraquara, Mananciais da Serra, 07/02/1968, Dombrowski 2878 (CTES 192118). Guaratuba, Serra de Araçatuba, 1400 m, 21/01/1994, Kummrow 3399 (CTES 242133). Serra do mar, Ypiranga, 01/09/1911, Dusén 12118 (SI). Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratuba, 03/10/2009, Michelin 520 (UPCB 67384). Rio Grande do Sul, S. Cruz, Herbal do Paredão, 00/00/1906, Jürgens s.n. (Herbario E. Rosenstock N° 157)(SI 47407). Bonjesus, São Leopoldo, 1000 m, Dutra 245 (SI). São Francisco de Paula, 05/04/2008, Windisch 10810 (ICN 189730). Montenegro, Morro do Cabrito, 255 m, 05/10/1989, Fernandes 587 (ICN 87242). Santa Catarina, Bom Retiro, forest, falls of Rio Canoas, Campo dos Padres, 1300-1400 m, 22/11/1956, Smith 7853 (SI). São Paulo, Rio Grande, in sylva primaeva ad arborum truncos, 00/00/1906, Rosenstock 176 (BA 57886). São Jose do Barreiro, Trilha pela casa abandonada ao lado da pousada Chao de Estrelas, 05/10/2006, Mynssen 1046 (RB 432479). Rio Grande, 00/00/1906, Wacket s.n. (Herbario E. Rosenstock N° 175) (SI 47405); idem, 00/00/1906, Wacket s.n. (Herbario E. Rosenstock N° 176) (SI 47406). Santa Catarina, Itapoá, 07/05/1994, Labiak 132 (SP; UPCB).

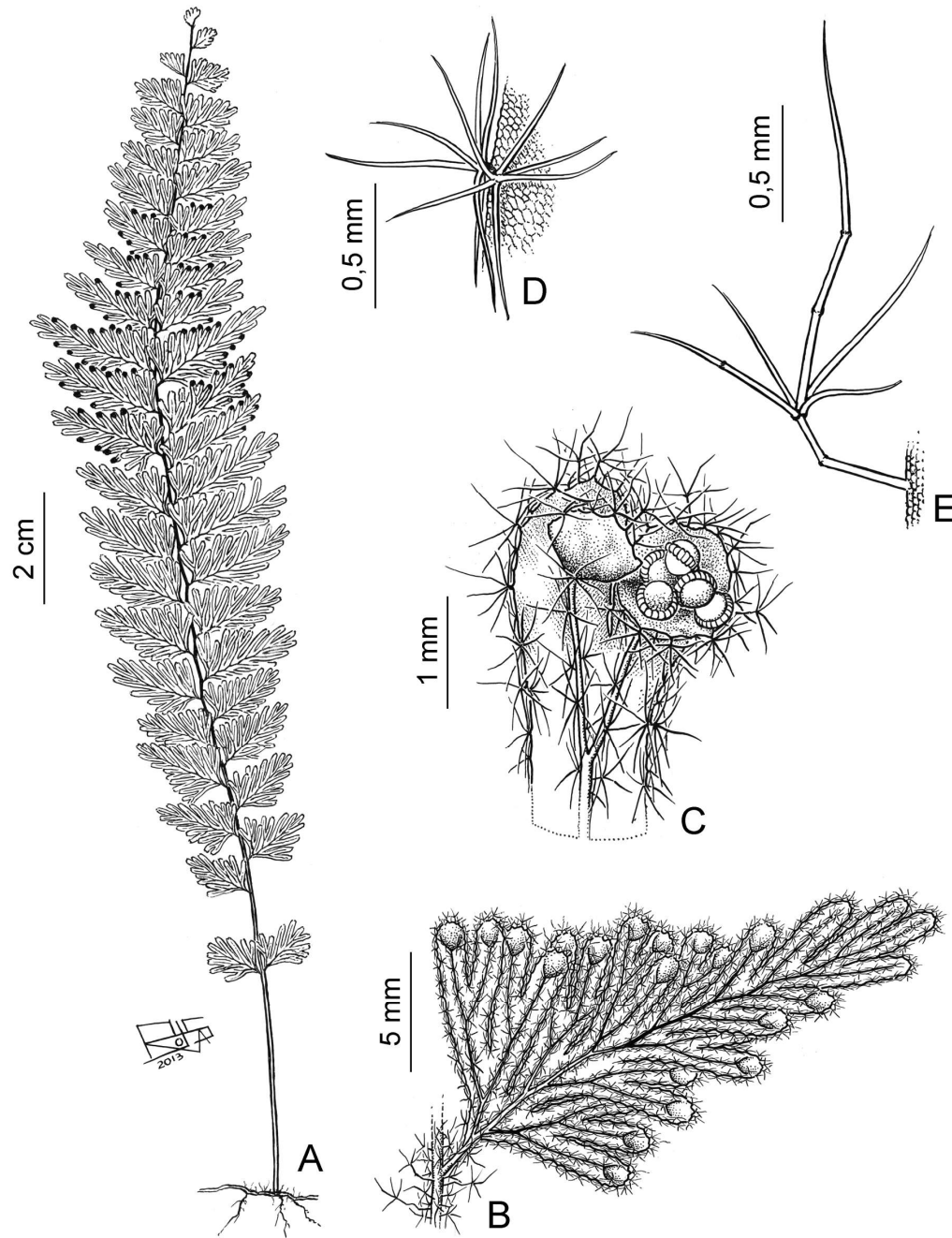


Figura 93. *Hymenophyllum pulchellum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de indusios. D, pelo del margen de la lámina. E, pelo del raquis.

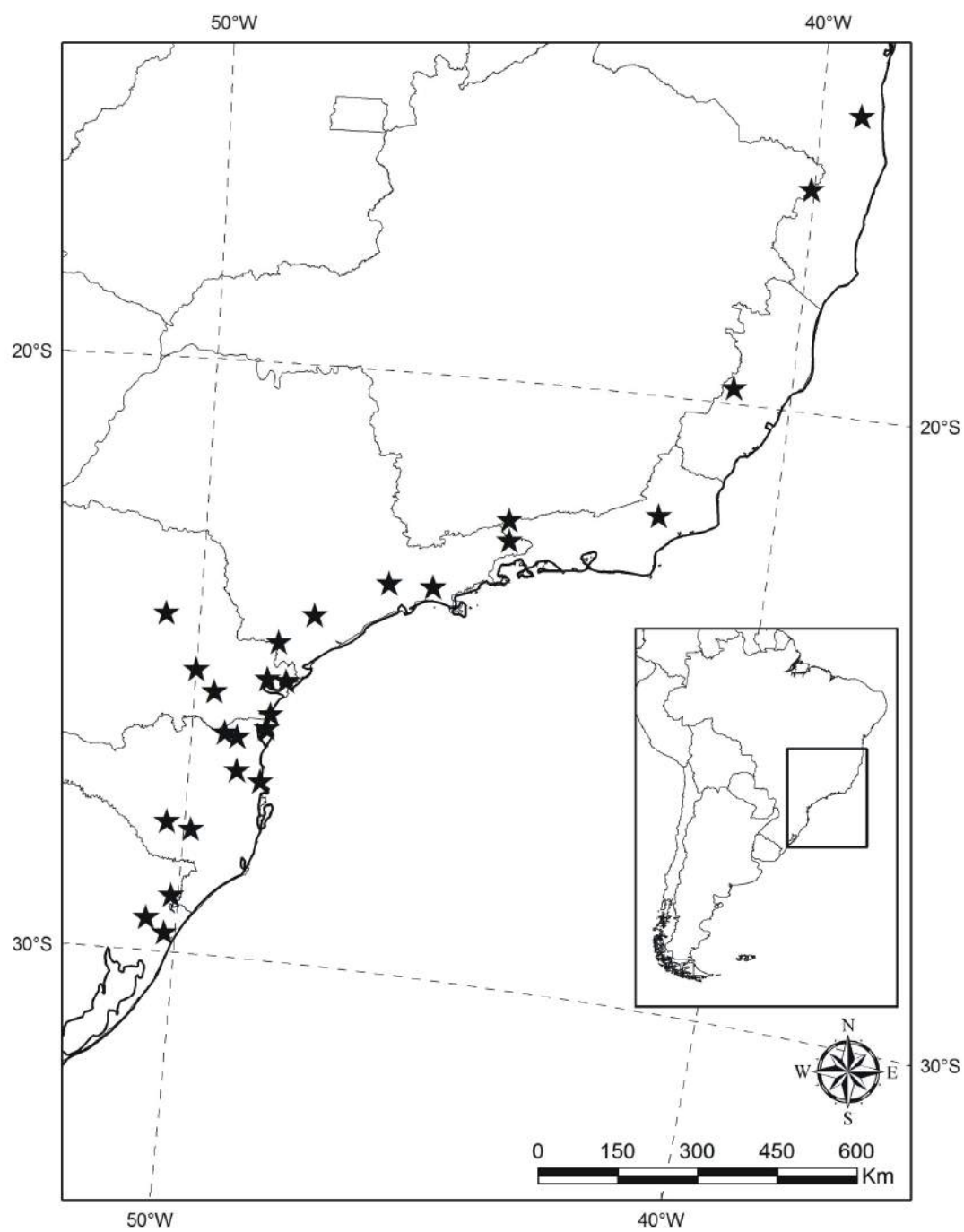


Figura 94. *Hymenophyllum pulchellum*. Área de distribución de la especie.

OBSERVACIONES

Esta especie es una de las de mayor tamaño, puede alcanzar los 30 cm, aunque se han observado frondes fértiles de alrededor de 10 cm. La especie más cercana es *H. rufum* que se diferencia por la presencia de pelos sobre la superficie de la lámina, además de en las nervaduras y los márgenes, y por sus pinnas más divididas. Otra especie cercana es *H. plumosum* aunque ésta se diferencia claramente porque presenta una gran densidad de pelos que le dan un aspecto sedoso, y pinnas lanceoladas con el ápice agudo, que aunque divididas, los segmentos se disponen de una manera muy compacta, y dan la impresión de ser enteros.

Se designó como lectotipo de *H. pulchellum* el material de México porque es el más completo y se encuentra en varios herbarios, y porque se corresponde con el protólogo.

En la descripción original se cita un ejemplar de la Isla Bourbon que esta depositado en el Herb. Willdenow. Consta de una sola fronde, también es estéril, y no fue tomada en cuenta para la designación del tipo ya que hay dudas en su identificación específica y sobre su procedencia, ya que esta especie no se encuentra actualmente citada para África.

Se designó como lectotipo de *H. lineare* var. *brasiliense* al ejemplar S06-1173, debido a que presentaba abundante material en buen estado y fértil.

43- *Hymenophyllum rufum* Fée, Crypt. Vasc. Bresil 1. 198 t. 70 f. 4. 1869. *Sphaerocionium rufum* (Fée) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 31. 1938. TIPO: Brasil, “Habitat in Brasilia fluminensi”, A. F. M. Glaziov 2467 (holotipo P00622127!; isotipos P00622126!, K000589630!, US00067699! (fragmento)). Figura 95.

Rizomas filiformes, pardo claros, de 0,4-0,6 mm diám.; pelos del rizoma pardo rojizos, simples, pluricelulares, de 0,5-1,5 mm long., cubriendo densamente el rizoma; **frondes** distantes, de 15-25 cm long.; **pecíolos** pardo oscuros, de 1-5 cm long., no alados, con pelos simples, similares a los del rizoma en su base; **láminas** oblongas, lineares a elípticas, bipinnado-pinnatífidas, de 10-20 x 3-5 cm, densamente cubiertas de pelos estrellados con 6 puntas, con un corto pedicelo, sobre márgenes, lámina y nervaduras, en éstas últimas en ocasiones naciendo 2 o 3 del mismo punto; **raquis** negrusco, no alado, cubierto por pelos estrellados; **pinnas** lanceoladas, 2-pinnatífidas, de 1,6-3 x 0,6-1,4 cm, divididas hacia ambos lados, alternas; **segmentos** oblongos, de 0,6-0,9 mm lat., ápice redondeado, margen entero; **soros** generalmente sobre las pinnas medias y superiores, terminales sobre segmentos de largo normal, en ocasiones algo inclinados y abiertos hacia el envés de la lámina; **indusios** flabelados, algo inmersos en la lámina, de base cuneada, de ápice redondeado a irregular, densamente cubiertos de pelos bifurcados o hasta estrellados sobre el margen y superficie de las valvas, abiertos más de la mitad; **receptáculo** cilíndrico a algo clavado, inserto, con alrededor de 10 esporangios anclados en el ápice.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie endémica de Brasil, en los estados de Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (Windisch, 2013) (fig. 96). Crece en los troncos de los árboles viejos del bosque, sobre rocas húmedas, pero especialmente sobre los tallos arborescentes de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Sehnem, 1971). Habita entre los 900 y los 1800 m s.m.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Bahia, Arataca, Serra do Peito de Moça, 1000 m, 16-II-2006, Matos 1014 (UPCB 69022). Minas Gerais, Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, Alto dos Brejos, 18-IX-2004, Condack 287 (RB 407387). Paraná, Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratua, 03-X-2009, Michelin 520 (UPCB 67384). Rio de Janeiro, Itatiaia, 2100 m, 00-III-1937, Brade 15553 (SI); Itatiaia, Planalto, 2100 m, 28-IV-1942, sin colector 823 (ITA 280) (RB 455649). Teresópolis, 2000 m, 30-IX-1929, Brade 9510 (BA); Parque Nacional da Serra dos Orgaos, 1700 m, 13-I-2008, Labiak 4486 (UPCB 61068). Rio Grande do Sul, Cambará do Sul, Fortaleza dos Aparados, 10-XII-1994, Bueno 4470 (ICN). Santa Catarina, Bom Retiro, forest, falls of Rio Canoas, Campo dos Padres, 1300-1400 m, 22-XI-1956, Smith 7853 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie se caracteriza por ser una de las de mayor porte, con láminas oblongas a lineares, pinnas de gran tamaño, muy pilosas y divididas, de un color anaranjado a rojizo, y raquis no alado. Es cercana a *H. plumosum*, también de gran tamaño, que se diferencia principalmente por el aspecto de su fronde, linear y con las pinnas de un largo uniforme a todo lo largo, de contorno lanceolado con el ápice muy agudo y divididas en segmentos paralelos y contiguos, a veces dando el aspecto de una pinna entera de margen crenado. Otra especie cercana es *H. pulchellum*, que se diferencia por la presencia de pelos sólo sobre los márgenes y las nervaduras.

Hymenophyllum sericeum (Sw.) Sw. J. Bot. (Schrader): 99. 1802. *Trichomanes sericeum* Sw. Prod.: 136. 1788. TIPO: "Jamaica", Swartz s.n. (holotipo SBT10586!), es un nombre erróneamente aplicado a material de Brasil (Hooker, 1846), se trata de una especie de las Antillas, y posiblemente de los Andes tropicales.

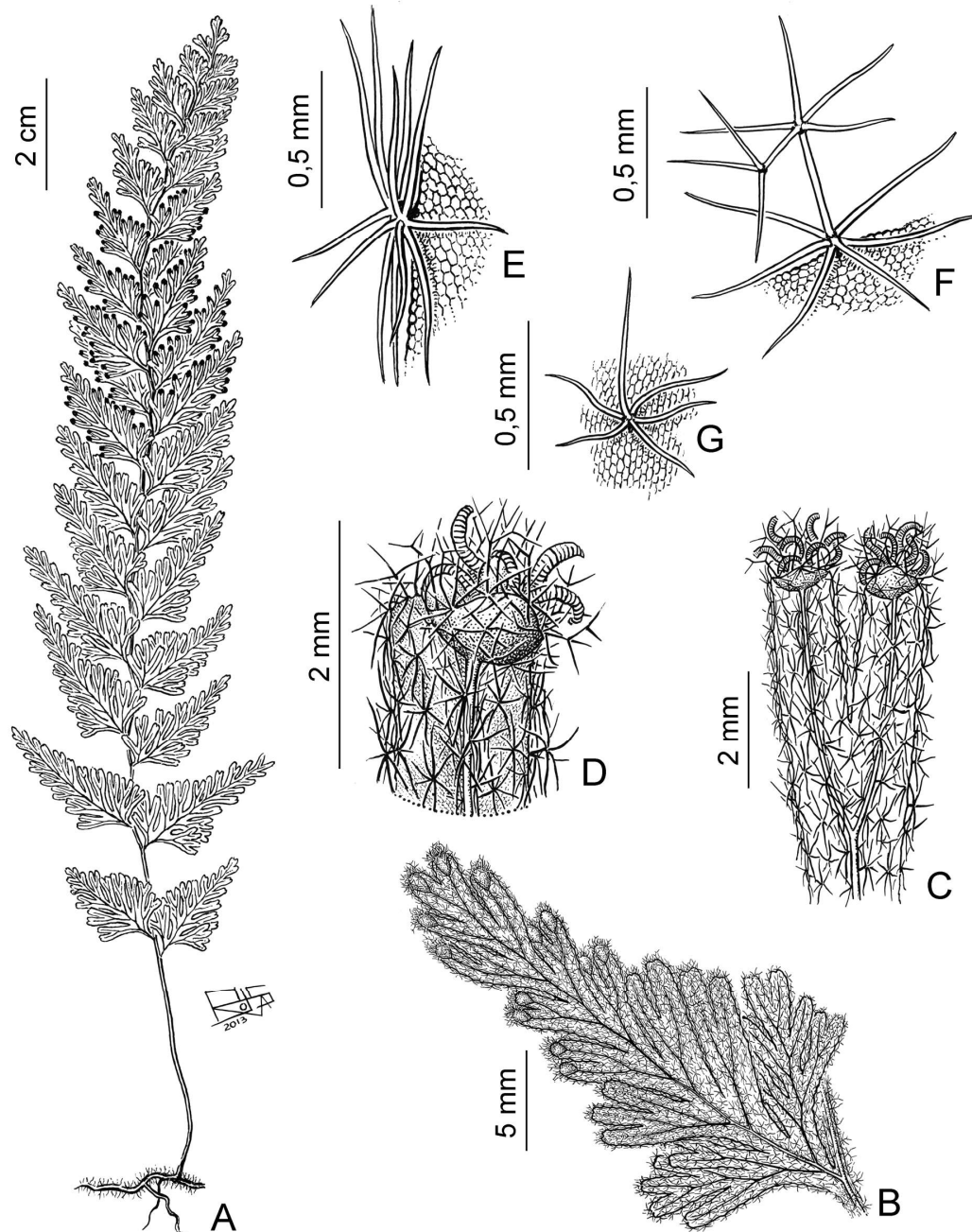


Figura 95. *Hymenophyllum rufum*. A, aspecto general. B, detalle de una pinna. C, detalle de segmentos fértiles. D, detalle de un indusio. E, pelo del margen de la lámina. F, pelos del raquis. G, pelo de la superficie de la lámina.

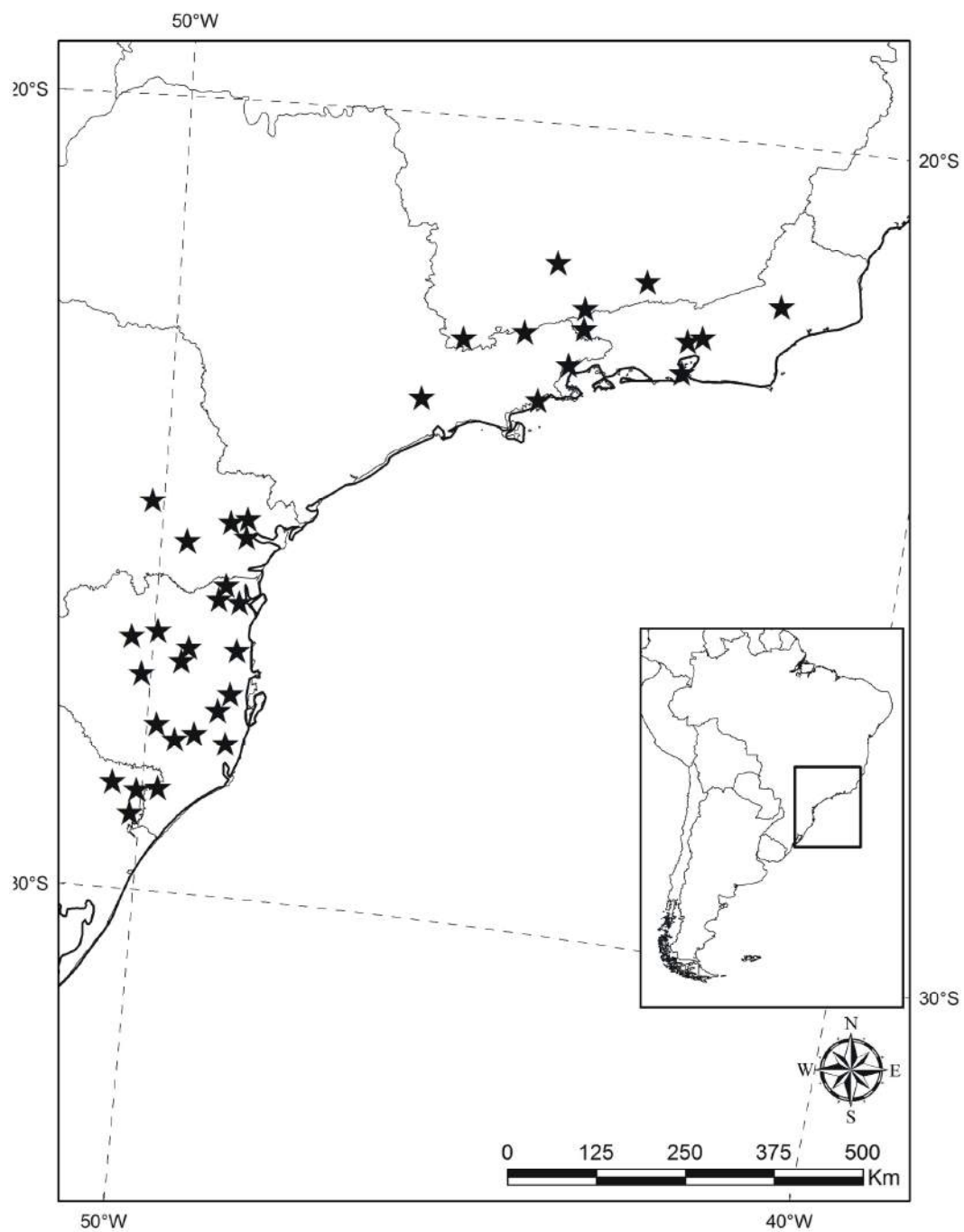


Figura 96. *Hymenophyllum rufum*. Área de distribución de la especie.

44- *Hymenophyllum ulei* Christ & Giesenh., Flora 86: 85, f. 6–7. 1899. *Hymenophyllum ciliatum* var. *tuberosum* Rosenst. Hedwigia 46: 74. 1906. nom. illeg. basado en el mismo tipo de *H. ulei*. TIPO: Brasil, Santa Catarina, *E. H. Ule* 4510 (lectotipo, aquí designado, P00622167!, isoelectotipo BM000936797! US00067707!, GOET008805!). Figura 97.

Hymenophyllum elatius Christ in Schwacke, Pl. Nov. Mineir. 2: 13. 1900. TIPO: São Antonio, Estación Santa Catarina, Brazil, *E. H. Ule* 206 (holotipo P00622161!; isotipos P00622159!, P00622160!).

Rizomas ramificados, filiformes, castaño oscuros, de 0,5-0,7 mm de diám., con pelos castaño claros, traslúcidos, simples, pluricelulares, muy densos, con las uniones intercelulares engrosadas; **frondes** distantes, de (10)12-20 cm long; **pecíolos** castaño oscuros, de 4-7 cm long, en general alados hacia el ápice, con abundantes pelos simples, bifurcados y estrellados hasta doblemente estrellados desde la base; **láminas** ovado-lanceoladas, 3-4-pinnatífidas, de 7-13 x 4-6 cm, con pelos desde simples hasta doblemente estrellados desde la base sobre márgenes y nervaduras; **raquis** oscuro, alado en todo su largo, alas de margen plano, de 0,4-0,5 mm lat., con pelos bifurcados, estrellados a doblemente estrellados desde la base sobre los márgenes, y estrellados de 3, 4 o 5 puntas sobre las nervaduras; **pinnas** lanceoladas, pinnado-pinnatífidas, de 1-4 x 1-1,5 cm, simétricas, las basales mas divididas; **segmentos** oblongos, de 0,9-1,1 mm., ápice redondo, margen entero, con pelos bifurcados con una rama entera y otra bifurcada, doblemente bifurcados, bifurcados, estrellados o doblemente estrellados desde la base, y bifurcados a estrellados sobre las nervaduras; **soros** sobre toda la fronde, a ambos lados de la fronde, terminales sobre segmentos frecuentemente divididos; **indusios** orbiculares, no inmersos en la lámina, del mismo ancho que el segmento o algo mas anchos, de base redonda no engrosada, y ápice redondo en ocasiones algo expandido y cubierto de pelos simples, bifurcados desde la base, doblemente bifurcados, estrellados, o basalmente estrellados, con escasos pelos sobre la superficie de las valvas, las cuales están abiertas casi hasta la base; **receptáculo** cilíndrico, corto, inserto.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Esta especie habita en Paraná, Santa Catarina y São Paulo (fig. 98). Es humícola en selvas húmedas (Sehnem, 1971).

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Paraná, Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, 1400 m, 29-IX-2007, Pereira 57 (UPCB 67950). Guaraqueçaba, Serra Negra, 100 m, 10-XII-1970, Hatschbach 25797 (PACA 75027). Guaratuba, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange (Serra da Prata), Floresta Ombrófila Densa, 1400 m, 17-V-2006, Matos 1156 (UPCB 57110). Piraquara, Mananciais da Serra, 13-XII-1972, Dombrowski 4521 (CTES 192085). São Jose dos Pinhães, Borda do



Figura 97. *Hymenophyllum ulei*. A, Ejemplar lectotipo. B, dibujo incluido en el isoeletolelo depositeo en BM, que fue publicado en el protólogo.

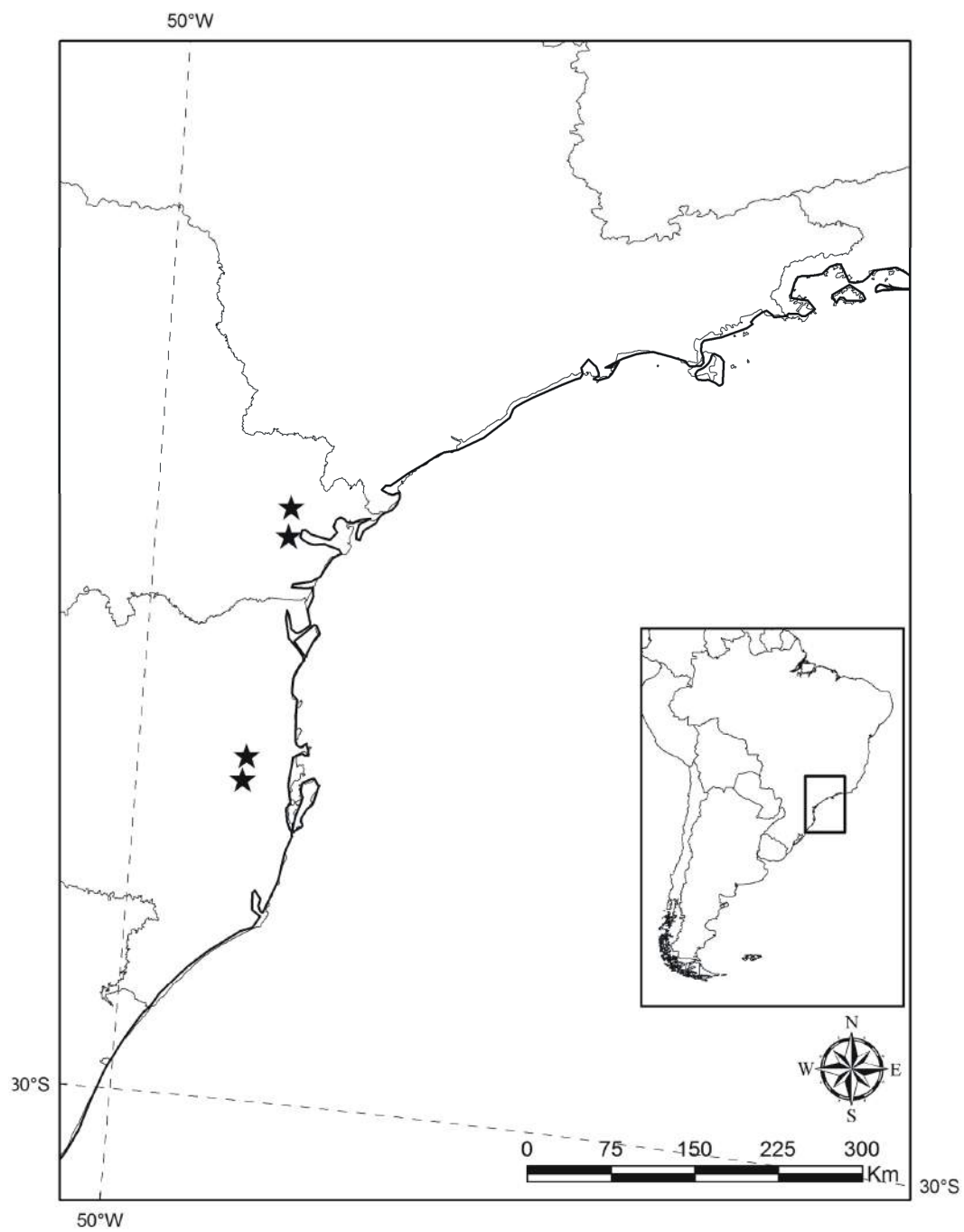


Figura 98. *Hymenophyllum ulei*. Área de distribución de la especie.

Campo, 11-VII-1972, Hatschbach 29799 (CTES 192101). Santa Catarina, Biguaçu, Antinha, 04-III-1943, Reitz 240/903 (PACA 75026). Ilhota, Morro do Baú, 09-III-1985, Souza 683 (SI). São Paulo, Boraceia, 30-VII-1957, sin colector s.n. (ICN 2913). Salesópolis, Est. Exp. De Boraceia- Picada do Castelinho ao Observatorio, 04-III-1952, Viavarsos 395 (RB 113925); Alto da Serra, selva Estación Biológica, 27-VIII-1946, Burkart 17453 (SI).

OBSERVACIONES

Esta especie se distingue de *H. hirsutum* principalmente por las mayores dimensiones, y división de la lámina, y también por poseer los segmentos frecuentemente plegados. Estas características la separan de *H. hirsutum*, su inclusión o no dentro de esta especie ha sido una cuestión sujeta a diferentes interpretaciones (véanse observaciones bajo la primer especie).

Los ejemplares que tipifican la especie *E. H. Ule 4510*, distribuidos en varios herbarios, tienen etiquetas con localidades diferentes, los de P y BM son de Santa Catarina, localidad que figura en la descripción original, mientras que los de US y GOET indican por error: “Rio de Janeiro, Teresopolis, Serra dos Orgaos”. Debido a esto, y ante la destrucción del original de B, se designó como lectotipo al ejemplar de P que es un ejemplar completo y representativo.

45- *Hymenophyllum venustum* Desv., Mem. Soc. Linn. Paris 6: 332. 1827. *Hymenophyllum fragile* (Hedw.) C. V. Morton var. *venustum* (Desv.) C.V. Morton, Contr. U.S. Natl. Herb. 29(3): 173. 1947. *Hymenophyllum hirsutum* Raddi, Syn. Fil. Brasil: 297. 1819, non Swartz. 1801, hom. illeg. basado en el mismo tipo que *H. venustum*. *Hymenophyllum raddianum* Müll. Berol., Bot. Zeitung (Berlin) 12: 723. 1854. *Sphaerocionium raddianum* (Müll. Berol.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 31. 1938. Nuevo nombre para *H. hirsutum* Raddi, non Swartz, 1801. TIPO: Brasil “Brasilia: Invenitur cum sequenti super truncos arborum in Sylvis opacis prope Mandioca” *G. Raddi s.n.* (lectotipo, aquí designado, PI, no visto; foto en Pichi Sermolli & Bizzarri, Webbia 60: 301. 2005). Figura 99.

Rizomas filiformes, ramificados, castaños, de 0,15-0,2 mm diám.; pelos del rizoma traslúcidos, simples, de 3 a 5 células, de 0,3-1,1 mm long. aprox., abundantes; **frondes** distantes, de 5-10 cm; **pecíolos** castaños, de 1-2 cm long., no alados, con abundantes pelos estrellados de 3 o 4 puntas; **láminas** oblanceoladas o rómbicas, frecuentemente con grupos de pinnas de diferente largo que le dan un aspecto irregular, pinnatífidas hasta tripinnatífidas de 4-8 x 1-2 cm, densamente pilosas, con pelos bifurcados o basalmente estrellados (brazos relativamente largos, de 0,1 mm long.) y luego estrellados, con 4-6 puntas sobre el margen y estrellados con 5 a 8 puntas sobre nervaduras y la superficie de la lámina; **raquis** castaño rojizo oscuro, alado en todo su largo, de aprox. 0,6 mm de ancho, con pelos sobre las nervaduras, margen y superficie de la

lámina; **pinnas** lineares o cuneadas, simples o bifurcadas, raramente mas divididas, de 0,8 -1,5 x 0,15-0,5 cm, generalmente asimétricas, alternas, las basales en general simples o reducidas; **segmentos** oblongos, de 0,8- 1,5 mm lat., ápice redondeado, pilosos; **soros** sobre las pinnas medias y apicales, terminales sobre segmentos largos simples o bifurcados, una o dos veces sobre segmentos del mismo ancho o un poco más ancho que el segmento; **indusios** suborbiculares, algo inmersos en la lámina base redondeada u obtusa no engrosada, ápice redondeado algo irregular, densamente pilosos similares a los de la lámina, valvas abiertas más de la mitad; **receptáculo** filiforme, delgado, 4-6 esporangios anclados en el ápice.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA. Especie hallada en Bahia, Espirito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina y São Paulo (fig. 100). Es epífita o rupícola entre los 700 y los 1600 m s.m. en selva umbrófila densa.

MATERIAL REPRESENTATIVO CITADO

BRASIL, Bahia, Arataca, Serra do Peito de Moça, 1000 m, 13-IV-2007, Matos 1356 (RB, SP, UPGB). Paraná, Guaratuba, Serra de Araçatuba, 1000 m, 29-IX-1971, Hatschbach 27069 (PACA 74894). Piraquara, Parque Estadual Pico do Marumbi-Morro do Canal, 1375 m, 15-VIII-2009, Michelon 495 (UPGB 69369). Quatro Barras, Estrada da Graciosa, Morro do Sete, Campina Grande do Sul/Quatro Barras, 1000-1100 m, 09-II-2008, Christenhusz 4710 (UPGB 65574). Rio de Janeiro, Teresópolis, Cascata Ferraz, 02-X-1929, Brade 9549 (PACA); Bico de Papagaio, 900 m, 12-VI-1948, Brade 16825 (SI). Rio Grande do Sul, Rio Pardo, Jürgens 190 (PACA 74892). Santa Catarina, Joinville, Rio Manso, 770 m., 02-II-2010, Cadorin 1107 (FURB 25201); Crescit in Brasília, Anon. s.n. (P00622117!).

OBSERVACIONES

Esta especie se caracteriza por presentar pinnas simples, o raramente bifurcadas. Es muy cercana a *H. fragile* (véase observaciones bajo esta especie).

El origen del ejemplar que Desvaux tuvo en sus manos cuando describió *H. venustum* no está claramente indicado, podría haber sido un duplicado un ejemplar de Raddi u otra colección anónima. Morton (1947) se inclina por esto último, mientras que Pichi Sermolli & Bizarri (2005) fundamentan que Raddi envió el material a Paris, y que Desvaux escribe en la etiqueta que es el *H. hirsutum* de Raddi. Para resolver esta cuestión se designa como lectotipo al material depositado en el herbario PI.



Figura 99. *Hymenophyllum venustum*. Ejemplar sintipo. A, foto del ejemplar. B, detalle de la planta.

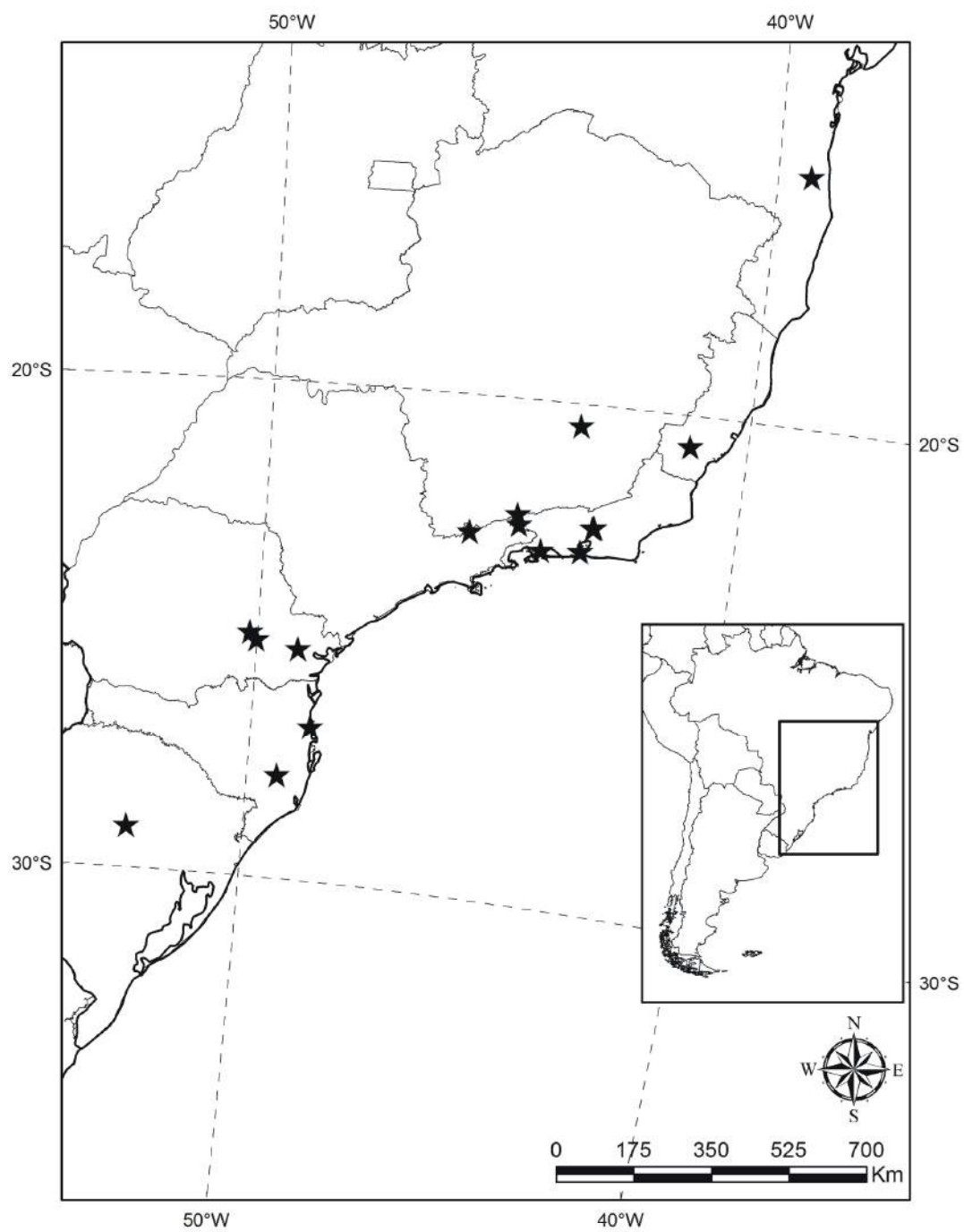


Figura 100. *Hymenophyllum venustum*. Área de distribución de la especie.

5.11 Conclusiones

Se incluyeron las variedades y formas de *H. caespitosum*, *H. caudiculatum*, *H. cuneatum* e *H. peltatum* dentro del rango específico de cada uno de estos taxones. Esto está de acuerdo con lo planteado en la hipótesis 4. Algunos caracteres cuantitativos como distancia entre pinnas o largo de la hoja no resultan adecuados para diferenciar variedades. Por otro lado la posición del indusio se mantuvo constante en especies emparentadas, no así otros caracteres como la división acroscópica o hacia ambos lados de las pinnas.

Se designó a *H. podocarpon* como sinónimo de *H. fucoides*.

Se excluyó *H. bibraianum* de la sinonimia de *H. magellanicum* ya que podría ser la misma especie que *H. krauseanum*, sin embargo *H. bibraianum*, que tendría prioridad, no se ha podido tipificar con certeza.

Hasta ahora no se encontraron evidencias morfológicas para separar a las especies *H. caudiculatum* e *H. magellanicum* presentes en las áreas disyuntas Bosque subantártico-Bosque atlántico.

Se realizaron un total de 69 lectotipificaciones.

Se excluyen del sur de Argentina y Chile a los siguientes taxones citados en Diem & Lichtenstein (1959): *Hymenophyllum antarcticum* de Australia, *H. dichotomum* Cav., de Filipinas, *H. dilatatum* (G.Forst.) Sw. de Nueva Zelanda, *H. polyanthos* (Sw.) Sw. del Neotrópico, *H. rarum* R. Br., de Australia y Tasmania, *H. abruptum* Hook., de Jamaica, *H. brevifrons* Kunze [= *H. abruptum* var. *brevifrons* (Kunze.) Franch.] de Centroamérica, *H. franklinianum* Colenso de Nueva Zelanda e *H. wrightii* Bosch, especie de China y Japón. Se excluye del sur de Brasil a *Hymenophyllum sericeum* (Sw.) Sw. de las Antillas, y posiblemente de los Andes tropicales, y a *H. dilatatum* de nueva Zelanda como ya se mencionó.

Se excluye del área a la especie *H. undulatum* (Sw.) Sw., especie del norte de Sudamérica.

Se considera a *H. megachilum* como taxón válido y como una entidad diferente a *H. peltatum*. Se considera a *H. viridissimum*, *H. ulei* e *H. venustum* como taxones válidos. Se considera a *H. axillare* como nombre válido para el sur de Brasil, con prioridad sobre *H. myriocarpum*, y se amplía su distribución a los estados de Minas Gerais y Rio de Janeiro.

Se amplía la distribución de las siguientes especies: *H. caudiculatum* e *H. fuciforme* al Parque Nacional Los Alerces, pcia. de Chubut, y a Puerto Blest, Parque Nacional Nahuel Huapi, pcia. de Rio Negro. *H. fucoides* al estado de Minas Gerais. *H. capurroi* a las provincias de Jujuy y Salta, Argentina. *H. fendlerianum* a los estados de Espírito Santo, Minas Gerais y Paraná. *H. fragile* a Espírito Santo. *H. plumosum* a São Paulo.

Se citan por primera vez para la Argentina a *H. crispum* e *H. polyanthos*. La primera de ellas amplía también su distribución a Minas Gerais, Brasil.

Por último se cita por primera vez la especie *H. apiculatum* Mett. ex Kuhn. para Paraguay, y los estados de Mato Grosso y Mato Grosso de Sul, en Brasil.

En el presente trabajo se reconocen las siguientes especies:

-Subgénero *Fuciformia*: *H. fuciforme* Sw.

-Subgénero *Globosa*: *H. caudiculatum* Mart.

-Subgénero *Hymenoglossum*: *H. asplenioides* (Sw.) Sw. e *H. cruentum* Cav.,

-Subgénero *Hymenophyllum*: *Hymenophyllum caespitosum* Gaudich., *H. dentatum* Cav., *H. dicranotrichum* (C. Presl) Hook. ex. Sadeb., *H. falklandicum* Baker, *H. fucoides* (Sw.) Sw., *H. megachilum* C. Presl, *H. nahuelhuapiense* Diem & J.S. Licht., *H. pectinatum* Cav., *H. peltatum* (Poir.) Desv., *H. quetrihuense* Diem & J.S.Licht., *H. rugosum* C.Chr. ex Skotts., *H. secundum* Hook. & Grev., *H. tunbrigense* (L.) Sm. (var. *tunbrigense* y *cordobense* Hieron.) e *H. umbratile* Diem & J. S. Licht.

-Subgénero *Mecodium*: *H. apiculatum* Mett. ex Kuhn, *H. axillare* Sw., *H. cuneatum* Kunze, *H. darwinii* Hook. f. ex Bosch, *H. fendlerianum* J. W. Sturm, *H. polyanthos* (Sw.) Sw. e *H. viridissimum* Fée.

-Subgénero *Myrmecostylum*: *H. krauseanum* Phil., *H. magellanicum* (Desv.) Willd. ex Kunze, *H. plicatum* Kaulf. e *H. tortuosum* Hook. & Grev.

-Subgénero *Sphaerocionium*: *H. capurroi* de la Sota, *H. crispum* Kunth, *H. delicatulum* Sehnem, *H. elegans* Spreng., *H. ferrugineum* Colla, *H. filmenofilicum* Christenh. & Schwartsb., *H. fragile* (Hedw.) C.V. Morton, *H. glaziovii* Baker, *H. hirsutum* (L.) Sw., *H. lineare* (Sw.) Sw., *H. microcarpum* Desv., *H. plumosum* Kaulf., *H. pulchellum* Schltdl. & Cham., *H. rufum* Fée, *H. ulei* H. Christ & Giesenh. e *H. venustum* Desv.

En resumen, en el Cono Sur hay 45 especies, 22 en la región de los bosques andino-patagónicos (19 exclusivas), 4 en el NOA (1 exclusiva), una en Paraguay y 23 en el sur de Brasil (20 exclusivas), con 5 especies compartidas entre éstas áreas.

VI. FILOGENIA MOLECULAR

6.1 Antecedentes

Los primeros análisis filogenéticos moleculares que se enfocaron en la familia (Pryer et al., 2001) confirmaron la monofilia del género *Hymenophyllum*, y los trabajos siguientes (Ebihara et al., 2002; Hennequin et al., 2003; Hennequin et al., 2006a) mostraron que los géneros monotípicos considerados por Morton (1968) (*Cardiomanes*, *Hymenoglossum*, *Serpylloopsis*, *Rosenstockia*) se agrupaban en un clado junto con *Hymenophyllum*, ya sea en una posición basal (*Cardiomanes*, *Hymenoglossum*) o derivada (*Serpylloopsis*, *Rosenstockia*), por lo que debían ser incluidos dentro del mismo. Hennequin et al. (2006b) trabajaron con los marcadores *rbcL*, *rps4-trnS*, *rbcL-accD* combinados para estudiar el subgénero *Mecodium sensu* Morton (1968), y confirmaron su polifilia. Estos autores encontraron que muchas de las especies previamente tratadas en *Mecodium* (Copeland, 1938; Morton, 1968), se ubicaban en diferentes clados. Tal es el caso de *H. scabrum* e *H. villosum* (fig. 101), que actualmente conforman el subgénero *Myrmecostylum* (Ebihara et al., 2006; Hennequin et al., 2010), e *H. caudiculatum* incluida actualmente en el subgénero *Globosa*. *Hymenophyllum fuciforme*, cuya posición era incierta, se agrupó junto con *H. pulcherrimum* de Nueva Zelanda, también considerado anteriormente en la circunscripción del subgénero *Mecodium* por Morton (1968). Estas especies poseen un corto y grueso rizoma erecto, y fueron agrupados por Ebihara et al. (2006) en el subgénero *Fuciformia*.

En la figura 101 se muestra el consenso estricto obtenido en el trabajo de Hennequin et al. (2010). Utilizando 3 marcadores, con un total de 3791 pares de bases (1206 *rbcL*, 1412 *rbcL-accD*, 1173 *rps4-trnS*) se observa a todos los subgéneros propuestos por Ebihara et al. (2006) bien sostenidos, y enteramente resueltos a excepción del subgénero *Hymenophyllum*. Incluso utilizando otro método, de inferencia bayesiana, los árboles resultan prácticamente iguales y las diferencias sólo se observan en la base del árbol, es decir en los grupos basales, y también dentro del clado correspondiente al subgénero mencionado.

El clado formado por las especies *Hymenoglossum cruentum* e *H. heimii* fue denominado por Ebihara et al. (2006) como subgénero *Hymenoglossum* (fig. 101), cuya sinapomorfía es la hoja entera a pinnatífida (Ebihara et al., 2006). Estas especies muestran un patrón biogeográfico ya observado en otros grupos: una especie crece en el sur de Chile (*H. cruentum*), y otra en Madagascar (*H. heimii*). La especie neotropical *H. asplenoides* fue incluida aquí por similitud morfológica.

El subgénero *Myrmecostylum* está basado en especies de Oceanía como *H. paniense* Ebihara & K. Iwats. (Ebihara et al., 2003), e incluye a 4 especies que habitan en el Cono Sur (Ebihara et al., 2006). Posteriormente, los estudios de Hennequin et al. (2010) confirman la

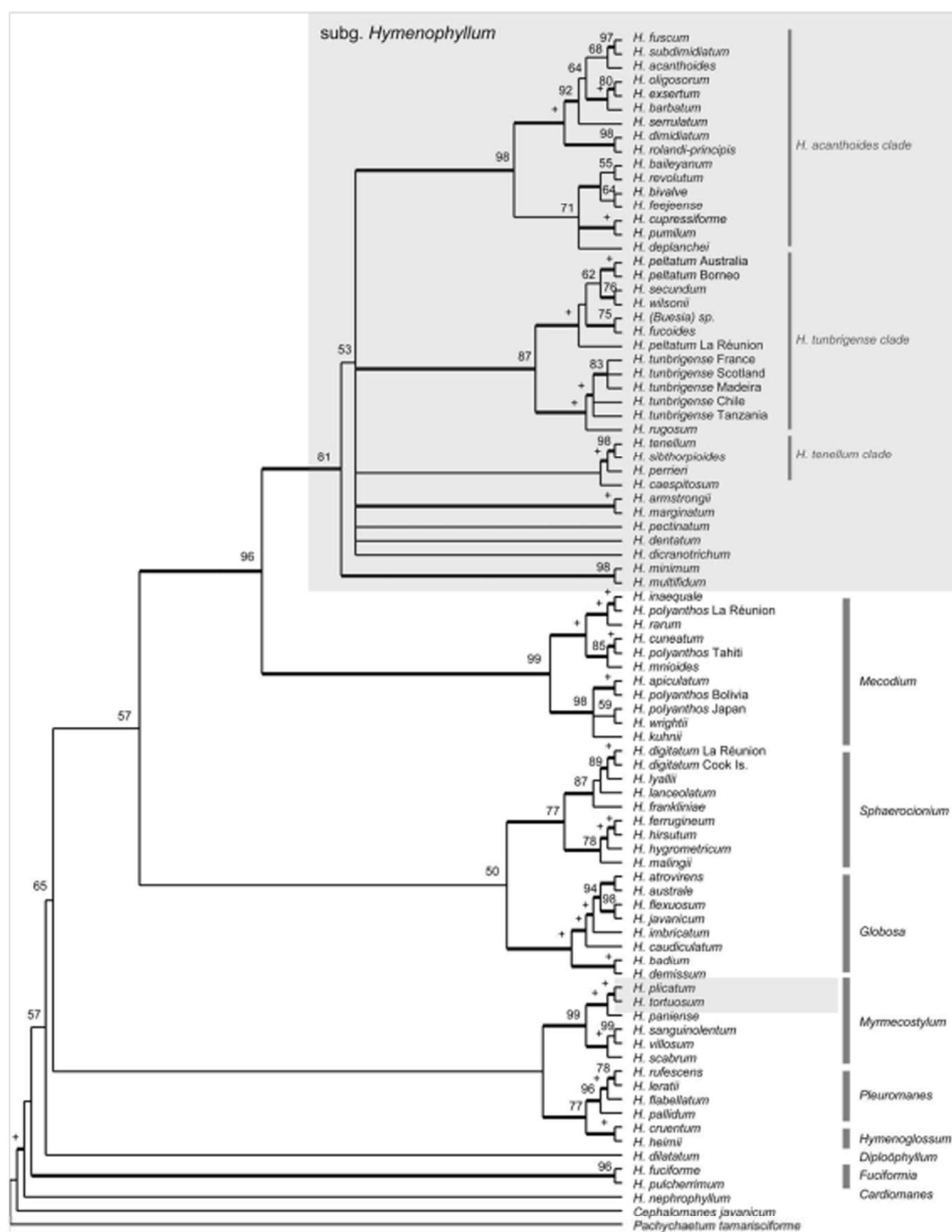


Figura 101. Consenso estricto de los 17 árboles mas parsimoniosos obtenidos con el análisis de máxima parsimonia de la matriz combinada de cloroplasto (*rbcL* + *rbcL-accD* IGS + *rps4* + *rps4-trnS*). Los números arriba de las ramas indican valores de bootstrap ≥ 50 %, las ramas engrosadas son sostenidas por valores de BS ≥ 70 %. Valores de BS de 100 se indican con un "+". Las barras grises indican los subgéneros de *Hymenophyllum* de acuerdo a Ebihara et al. (2006). El cuadrado gris indica el subgénero *Hymenophyllum* y los clados propuestos dentro de éste. (Tomado de Hennequin et al. 2010).

inclusión de 2 de estas especies, *H. plicatum* y *H. tortuosum*, en el grupo (fig. 101), y las restantes especies del área (*H. magellanicum*, *H. krauseanum*), que son incluidas por similitud morfológica. Cabe destacar que *H. tortuosum* y *H. plicatum* poseen rizomas algo más gruesos y estela dorsiventral, lo cual es típico de los taxones que ocupan posiciones basales (Hennequin et al., 2010).

El subgénero *Mecodium* (Hennequin et al., 2006b, 2010) se divide en dos subclados (fig. 101) de los cuales uno contiene especies de Islas Mascarenas (*H. inaequale* e *H. polyanthos* de La Reunión), Chile (*H. cuneatum*) y Australasia (*H. mnioides* e *H. polyanthos*), mientras que el otro subclado agrupa especies del neotrópico (*H. apiculatum* e *H. polyanthos* de Bolivia) y el norte de Asia (*H. wrightii* e *H. polyanthos* de Japón) (Hennequin et al., 2006b, 2010) (fig. 101). Como se observa en la figura, la especie *H. polyanthos* aparece como polifilética. Hennequin et al. (2006b) plantean la necesidad de estudiar el complejo de especies “*H. polyanthos*”, que requiere una revisión sistemática.

Dentro del subgénero *Hymenophyllum*, Hennequin et al. (2010) hallaron 3 clados: el clado *H. acanthoides*, el clado *H. tunbrigense*, y el clado *H. tenellum* (fig. 101). Los clados *H. acanthoides* y *H. tunbrigense* a su vez se dividieron en dos subclados bien soportados.

El clado *H. acanthoides* incluye especies del subgénero *Hymenophyllum* sensu Morton (1968), especies previamente consideradas miembros del subgénero *Mecodium* (*H. fuscum*, *H. oligosorum*), como así también la especie perteneciente al género monotípico *Rosenstockia* (*H. rolandi-principis*), incluida actualmente dentro del subgénero *Hymenophyllum*. El clado *H. acanthoides* tiene la particularidad de poseer representantes exclusivamente en Asia y Oceanía, y un número cromosómico $n=21$ en un subclado, y $n=22$ en el otro (Hennequin et al., 2010).

En el clado *H. tunbrigense* se ubican algunas especies del subgénero que habitan en el área de estudio de esta tesis: en uno de los subclados se ubica la especie *H. secundum*, cercana a *H. peltatum* (aunque con vouchers de Australia, Borneo y La Reunión), y la especie neotropical *H. fucoides* de Costa Rica (fig. 101); en el otro subclado se observa la especie *H. tunbrigense* (vouchers de Francia, Escocia, Madeira, Chile y Tanzania) con *H. rugosum* como grupo hermano. *H. tunbrigense* se ubica como un taxón ampliamente distribuido, ya que contiene como monofiléticas, a muestras de diferentes partes del mundo (Tanzania, Europa, Chile) (Hennequin et al., 2010).

El clado “*H. tenellum*” está restringido a 3 especies de la región Oceánica de India, y al este de África. *H. caespitosum* se unió a este clado, aunque posee una posición ambigua al compararlo con otros análisis, por ejemplo el realizado con 4 marcadores en Hennequin et al. (2010), donde se ubicó sin soporte en el clado “*H. tunbrigense*”. Todas estas especies comparten el margen entero de sus frondes, y los labios del indusio denticulados (Hennequin et al., 2010).

La posición de los restantes representantes del sur de Argentina y Chile, *H. pectinatum*, *H. dicranotrichum*, *H. dentatum* queda sin resolver (fig. 101).

Los grupos basales del género *Hymenophyllum*, incluido los subgéneros: *Fuciformia*, donde se ubica *H. fuciforme*; *Hymenoglossum*, donde se ubica *Hymenophyllum cruentum*; *Myrmecostylum*, donde se ubican *H. krauseanum*, *H. magellanicum*, *H. plicatum* y *H. tortuosum*; y el subgénero *Globosa*, donde se ubica *H. caudiculatum* (fig. 101), se caracterizan por poseer un número cromosómico basal $n=36$, y una estela reducida a dorsiventral. El subgénero *Sphaerocionium* (fig. 101) también posee un número cromosómico basal $n=36$, pero con una estela subcolateral (Hennequin et al., 2006b). Los subgéneros más derivados *Mecodium* e *Hymenophyllum*, también poseen estela subcolateral, aunque el número cromosómico basal es $n=28$ para *Mecodium*, y muy variable para *Hymenophyllum*, puede ser $n=11, 12, 13, 21, 22, 26, 28, 42, 56$ (Hennequin et al., 2010). Como ya se mencionó, dentro del género *Hymenophyllum* se observan 4 tipos de protostela: reducida, más reducida, dorsiventral, y subcolateral. La inferencia de la evolución de este carácter es que existe una tendencia hacia una reducción del sistema vascular (Hennequin et al., 2006b).

Las especies que fueron segregadas de *Mecodium sensu* Morton (1968) en el trabajo de Hennequin et al. (2006b), generalmente muestran un hábito más robusto, con rizomas más gruesos, frondes más grandes, y láminas más gruesas, de más de una capa de células, como por ejemplo *H. fuciforme* e *H. caudiculatum*, siendo probablemente ésta una característica ancestral en el género (Hennequin et al., 2006b). El carácter $n=28$ aparece como una sinapomorfía del subgénero *Mecodium sensu* Ebihara et al. (2006).

Según Hennequin et al. (2010) las especies que todavía no han sido secuenciadas, que mayormente corresponden a áreas pacífico-asiáticas, se espera que se incluyan el clado *H. acanthoides*. Por lo tanto resulta interesante continuar el estudio de las especies que no encajan en los clados observados, como *H. dentatum*, *H. dicranotrichum*, *H. caespitosum* y *H. pectinatum*, que comparten el área de distribución, y poseen características morfológicas y citológicas muy diferentes entre si.

6.2 Materiales y métodos

Selección de taxones: Para el presente trabajo de tesis se obtuvieron 22 secuencias del gen del cloroplasto *rbcl* para 13 especies de *Hymenophyllum* del Cono sur no analizadas hasta el momento con datos moleculares. El detalle de las 22 secuencias realizadas para este trabajo se muestra en la tabla 2. Estas fueron analizadas en 2 matrices diferentes: En primer lugar se utilizó una matriz de *rbcl*, que consistió en una selección de 29 secuencias de *Hymenophyllum* obtenidas de Hennequin et al. (2010) del mismo gen, representando los diferentes subgéneros presentes en el área de estudio. *Trichomanes rigidum* Sw., y *Trichomanes angustatum* Carmich., fueron utilizados para enraizar el árbol. En segundo lugar se construyó una matriz combinada de

cloroplasto, con las secuencias para 3 de los genes secuenciados en Hennequin et al. (2010). Se trabajó con 87 taxones, incluyendo la totalidad de las especies de ese trabajo más algunas de especies que revestían interés por ocupar el área de estudio. Para estos taxones se obtuvieron del Genbank las secuencias de las siguientes regiones del genoma cloroplástico: *rbcL*, *rbcL-accD*, y *rps4-trnS*. Para enraizar este árbol, se utilizó a *Trichomanes javanicum* Blume (= *Cephalomanes javanicum* (Blume) C. Presl) y *Trichomanes tamarisciforme* Tacq. (= *Abrodictyum tamarisciforme* (Jacq.) Ebihara & Dubuisson). La mayoría de los taxones obtenidos del Genbank contaron con los 3 marcadores utilizados por Hennequin et al. (2010). En los casos en que no fue así, se utilizaron las secuencias que estaban disponibles para esas especies. Ambas matrices fueron alineadas y analizadas con máxima parsimonia en conjunto con las 22 secuencias obtenidas para esta tesis. El detalle de las secuencias obtenidas en este trabajo y de las obtenidas en el Genbank se muestra en el Apéndice 1. Los resultados se observan en la figura 102 para la matriz de *rbcL*, y en la figura 103 para la matriz combinada de cloroplasto.

Extracción, amplificación y secuenciación del ADN: las extracciones de los ejemplares colectados en silica-gel, se realizaron siguiendo el protocolo de “total CTAB” propuesto por Doyle & Doyle (1987). Para las extracciones de ejemplares de herbario se utilizó el DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen). El gen de *rbcL* fue amplificado en dos mitades utilizando los cebadores específicos 1F-675R y 660F-1351R (Gastony & Rollo, 1995). Las condiciones de amplificación utilizadas fueron: un primer período de desnaturalización a 94 °C durante 5’, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 30”, pegado del cebador a 48 °C durante 1’, y extensión a 72 °C durante 1’30”. Un ciclo de 6’ de extensión final a 72 °C durante 6’ finaliza las reacciones. Los fragmentos obtenidos se secuenciaron automáticamente en MacroGen Inc. La edición y alineamiento de las secuencias obtenidas se realizó con el programa Bioedit.

Análisis de datos: el análisis filogenético se realizó bajo el criterio de parsimonia utilizando el programa TNT (Goloboff et al., 2008). La estrategia de búsqueda consistió en 1.000 secuencias de adición seguidas por rearrreglos de ramas del tipo TBR, reteniendo 10 árboles por secuencia con una memoria total de 10.000 árboles. Se realizaron árboles de consenso estricto y se estimaron los soportes de rama por el método de Bootstrap, utilizando 10.000 réplicas con 10 secuencias de adición y remuestreo de árboles y secuencias de adición.

Subgénero	Especie	Colector y Herbario	Procedencia
<i>Globosa</i>	<i>H. caudiculatum</i> Mart.	F. Biganzoli 1853 (SI)	Chubut, Argentina
<i>Globosa</i>	<i>H. caudiculatum</i> Mart.	A. Gasper 3083 (UPCB)	Santa Catarina, Brasil
<i>Globosa</i>	<i>H. caudiculatum</i> Mart.	C. Caglioni 294 (UPCB)	Santa Catarina, Brasil
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. falklandicum</i> Baker	C. Larsen 178 (SI)	Río Negro, Argentina
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. falklandicum</i> Baker	F. Biganzoli 2252 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. falklandicum</i> Baker	F. Biganzoli 2254 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Myrmecostylum</i>	<i>H. krauseanum</i> Phil.	F. Biganzoli 2228 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. peltatum</i> (Poir.) Desv.	F. Biganzoli 2236 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. peltatum</i> (Poir.) Desv.	F. Biganzoli 2247 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. tunbrigense</i> (L.) Sm. var. <i>cordobense</i> Hieron.	C. Larsen 107 (SI)	Tucumán, Argentina
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. tunbrigense</i> (L.) Sm. var. <i>cordobense</i> Hieron.	C. Larsen 107a (SI)	Tucumán, Argentina
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. tunbrigense</i> (L.) Sm. var. <i>cordobense</i> Hieron.	F. Zuloaga 11323 (SI)	Córdoba, Argentina
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. tunbrigense</i> (L.) Sm. var. <i>cordobense</i> Hieron.	C. Larsen 140 (SI)	Jujuy, Argentina
<i>Hymenophyllum</i>	<i>H. umbratile</i> Diem & J. S. Licht.,	F. Biganzoli 2223 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Mecodium</i>	<i>H. cuneatum</i> Kunze, F.	Biganzoli 2224 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Mecodium</i>	<i>H. darwinii</i> Hook. f. ex Bosch	F. Biganzoli 2253 (SI)	Región de Aisén, Chile
<i>Mecodium</i>	<i>H. polyanthos</i> (Sw.) Sw.	C. Larsen 159 (SI)	Jujuy, Argentina
<i>Mecodium</i>	<i>H. viridissimum</i> Fée, A.	A. Gasper 3038 (UPCB)	Santa Catarina, Brasil
<i>Myrmecostylum</i>	<i>H. magellanicum</i> Willd. ex Kunze	C. Larsen 190 (SI)	Río Negro, Argentina
<i>Myrmecostylum</i>	<i>H. magellanicum</i> Willd. ex Kunze	A. Gasper 3037 (SI)	Santa Catarina, Brasil
<i>Sphaerocionium</i>	<i>H. capurroi</i> de la Sota	C. Larsen 108 (SI)	Tucumán, Argentina
<i>Sphaerocionium</i>	<i>H. crispum</i> Kunth	C. Larsen 154 (SI)	Jujuy, Argentina

Tabla 2. Secuencias del gen del cloroplasto *rbcL* aportadas en esta tesis.

6.3 Resultados

En la figura 102 se muestra el árbol de consenso estricto obtenido en el primer análisis realizado con la matriz de *rbcL*. La matriz utilizada en el análisis filogenético constó de 53 taxones y 1207 caracteres, de los cuales 144 resultaron informativos. Se obtuvieron 24 árboles

más parsimoniosos de 332 pasos (CI= 0,45 y RI= 0,65).

Los 7 subgéneros presentes en el área resultaron monofiléticos, corroborando lo obtenido por Hennequin et al. (2010): *Fuciformia*, *Globosa*, *Myrmecostylum*, *Hymenoglossum*, *Hymenophyllum*, *Mecodium* y *Sphaerocionium*.

Las nuevas especies secuenciadas para este trabajo, se ubicaron con buenos soportes dentro de los subgéneros esperados. *H. darwinii* se ubicó en *Mecodium*, cuya sinapomorfía es un número cromosómico base de $n=28$, y se caracteriza por los márgenes de la fronde enteros. *H. viridissimum*, se ubicó en el mismo clado, colapsado con *H. darwinii*, ambos como grupo hermano de especies de Madagascar y La Reunión. El voucher utilizado para *H. cunetaum*, al igual que la secuencia obtenida a partir del material colectado, también se ubicaron colapsados como grupo hermano del clado recién mencionado (fig. 102). Cabe destacar que *H. viridissimum* es una especie presente en Brasil, reconocida como una entidad diferente a *H. polyanthos* en este trabajo, debido a un follaje ondulado, indusios orbiculares, globosos, con el segmento sorífero más ancho que el involucro. La secuencia de *H. polyanthos* procedente de una muestra del noroeste argentino formó un clado con un 70 % de soporte con *H. polyanthos* de Bolivia obtenida del Genbank. Este clado a su vez resultó hermano de *H. apiculatum*, especie similar, más pequeña, con un voucher obtenido del Genbank proveniente de Venezuela. Esta última especie posee una distribución que desciende por los Andes hasta Bolivia, llegando hasta Paraguay y Brasil, en los estados de Mato Grosso do Sul y Mato Grosso. La presencia en estos dos últimos países surge a partir del reconocimiento de esta entidad en ejemplares identificados como *H. polyanthos*, siendo la única especie citada para Paraguay hasta el momento, y mostrando una distribución poco habitual en el género y posiblemente relictual.

Este clado resultó hermano del perteneciente al subgénero *Hymenophyllum* (fig. 102). Dentro de éste se observan a las especies *H. caespitosum* de Chile, y *H. multifidum* de Nueva Zelanda colapsadas, y dos subclados definidos. En uno de ellos, sostenido por un 83 % se agruparon las especies: *H. rugosum*, endémica de Juan Fernández, como hermana de *H. tunbrigense*, de las cuales la variedad *cordobense* fue secuenciada para el presente trabajo a partir de colecciones de Córdoba, Jujuy y Tucumán, formando un grupo hermano con la variedad cosmopolita. Dentro del otro subclado, a pesar de no poseer buen soporte y de que varias especies colapsaron como *H. peltatum* de Australia o *H. fucoides* de Costa Rica, la muestra secuenciada para *H. umbratile* resultó hermana de *H. peltatum* de La Reunión con un 73 % de soporte. Por otro lado se agruparon las especies afines *H. falklandicum*, *H. secundum*, y *H. peltatum*. Este subgénero es uno de los más diversos y las principales características son la denticulación del margen de los segmentos, y la posición de los soros, en general en el extremo de segmentos acroscópicos.

El subgénero *Sphaerocionium*, se ubicó como grupo hermano del clado *H. kuhnii*- *H. peltatum*, y tuvo un soporte de 99 %. Se observó a las especies obtenidas aquí *H. crispum* y *H.*

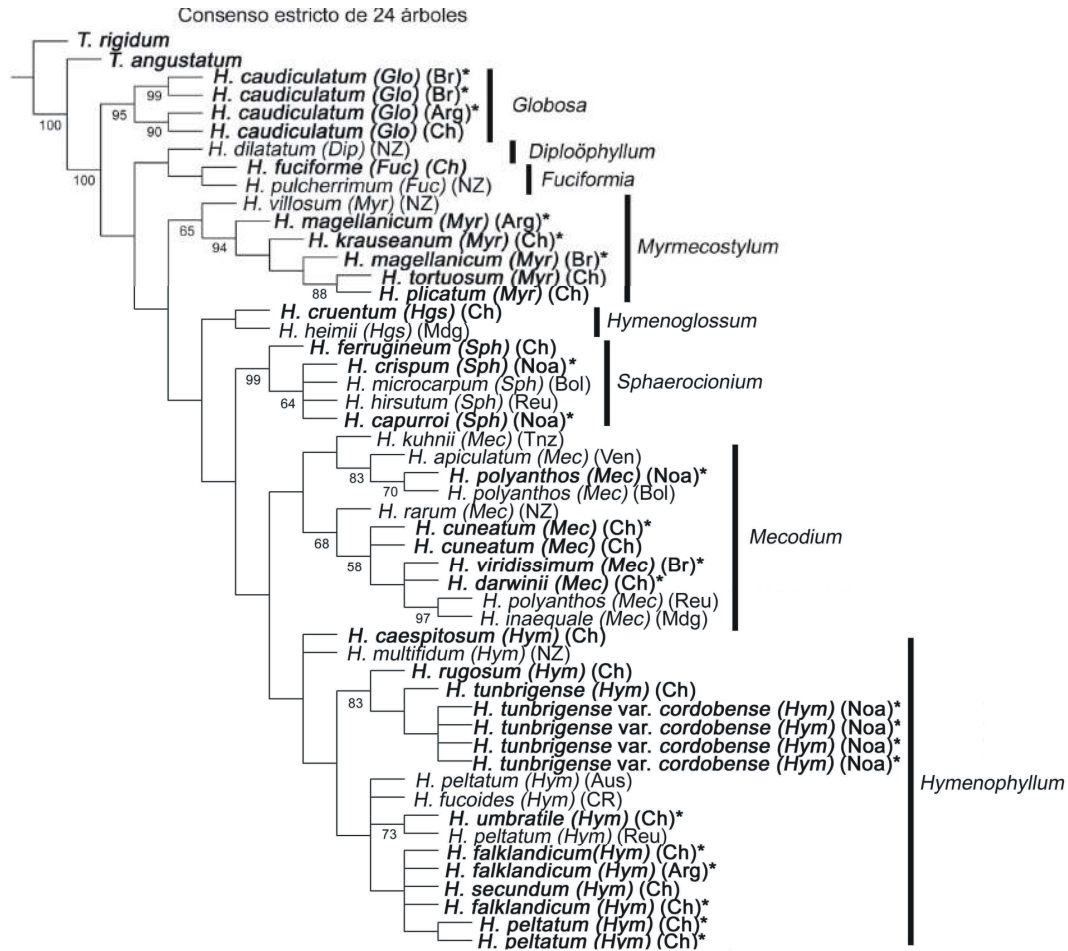


Figura 102. Consenso estricto de los 24 árboles más parsimoniosos obtenidos del análisis de la matriz de *rbcL* utilizando las 22 especies secuenciadas para este trabajo (indicadas con asterisco). Los valores de bootstrap $\geq 50\%$ están indicados debajo de las ramas. En negrita se indican las especies que habitan en el área de estudio. Entre paréntesis se indican los subgéneros asignados por Ebihara et al. (2006), *Dip*: Diploöphyllum; *Fuc*: Fuciformia; *Glo*: Globosa; *Hym*: Hymenophyllum; *Hgs*: Hymenoglossum; *Mec*: Mecodium; *Myr*: Myrmecostylum; *Sph*: Sphaerocionium. Las barras verticales muestran los clados correspondientes a los subgéneros. Por último se indican también entre paréntesis el área de donde proviene la muestra. Arg: Argentina; Aus: Australia; Bol: Bolivia; Br: Brasil; Ch: Chile; NZ: Nueva Zelanda; Mdg: Madagascar; Noa: Noroeste Argentino; Reu: La Reunión; Tnz: Tanzania; Ven: Venezuela.

capurroi del noroeste, compartiendo el clado con especies de Bolivia (*H. microcarpum*) y La Reunión (*H. hirsutum*). Este clado resultó hermano de la especie *H. ferrugineum* que habita en el sur de Argentina y Chile.

El clado formado por las especies de Sudamérica del subgénero *Myrmecostylum*, resultó monofilético con un 94 % de soporte, con el representante de Nueva Zelanda, *H. villosum* como grupo hermano con un 65 % de soporte. *Hymenophyllum krauseanum* e *H. magellanicum*, que fueron nuevas secuencias aportadas en este trabajo, se ubican en el clado correspondiente al subgénero, junto a las 2 especies locales *H. plicatum* e *H. tortuosum*. La secuencia obtenida para la especie *H. magellanicum* proveniente de Brasil resultó ser hermana del clado *tortuosum-plicatum*. A su vez, *H. krauseanum* se ubicó como grupo hermano de éste, y luego la muestra de *H. magellanicum* de los bosques templados como grupo hermano de todo el clado. Las secuencias del clado *tortuosum-plicatum*, se relacionaron mas cercanamente con la muestra de *H. magellanicum* de Brasil que con la del sur, con la cual comparten área. Se conocen al menos 8 especies de este subgénero, que posee pelos multicelulares en los ejes y alternativamente pelos o dientes en los márgenes de las frondes (Ebihara et al., 2006b).

El subgénero *Globosa* resultó monofilético con un 95 % de soporte, dentro de este subgénero se observan dos clados bien definidos con 99 y 90 % de soporte, los que agrupan las dos secuencias obtenidas para la especie en Brasil en uno y la secuencia obtenida para especie en el sur junto con el voucher obtenido de Genbank respectivamente.

En la figura 103 se observa el resultado obtenido en el segundo análisis realizado con la matriz combinada de cloroplasto. Dicha matriz constó de 109 taxones y 3991 caracteres, de los cuales 969 resultaron informativos. Se obtuvieron 1188 árboles más parsimoniosos de 3526 pasos (CI= 0,42 y RI=0,62).

Debido a que los resultados ya fueron analizados para el trabajo de Hennequin et al. (2010), sólo se discutirá los resultados obtenidos al añadir las nuevas secuencias que no hayan sido observados en la figura 101. Todos los subgéneros resultaron monofiléticos. Para el subgénero *Sphaerocionium* se agregaron secuencias de especies que se consideraron importantes por su distribución, como *H. hirsutum* y *H. microcarpum*, pero que sólo cuentan con el marcador *rbcL*. Estas especies formaron un clado junto con *H. crispum* y *H. capurroi*, secuenciadas para este trabajo, con un 84 % de sostén, y se agruparon luego con *H. ferrugineum* con un 99 %.

Dentro del subgénero *Hymenophyllum*, en el clado "*H. tunbrigense*" se observan dos clados definidos, uno de ellos contiene a la especie *H. tunbrigense*, y su afín endémica de Juan Fernández *H. rugosum*, con la cual forman un clado sostenido por un 91 %. *H. caespitosum* se ubica sin sostén en este clado. El otro clado, aunque sin soporte, plantea la posibilidad de que *H. peltatum* sea en realidad una especie polifilética. Los ejemplares secuenciados para este trabajo se agruparon con sus especies afines, aunque sin sostén, *H. falklandicum* y *H. secundum*.

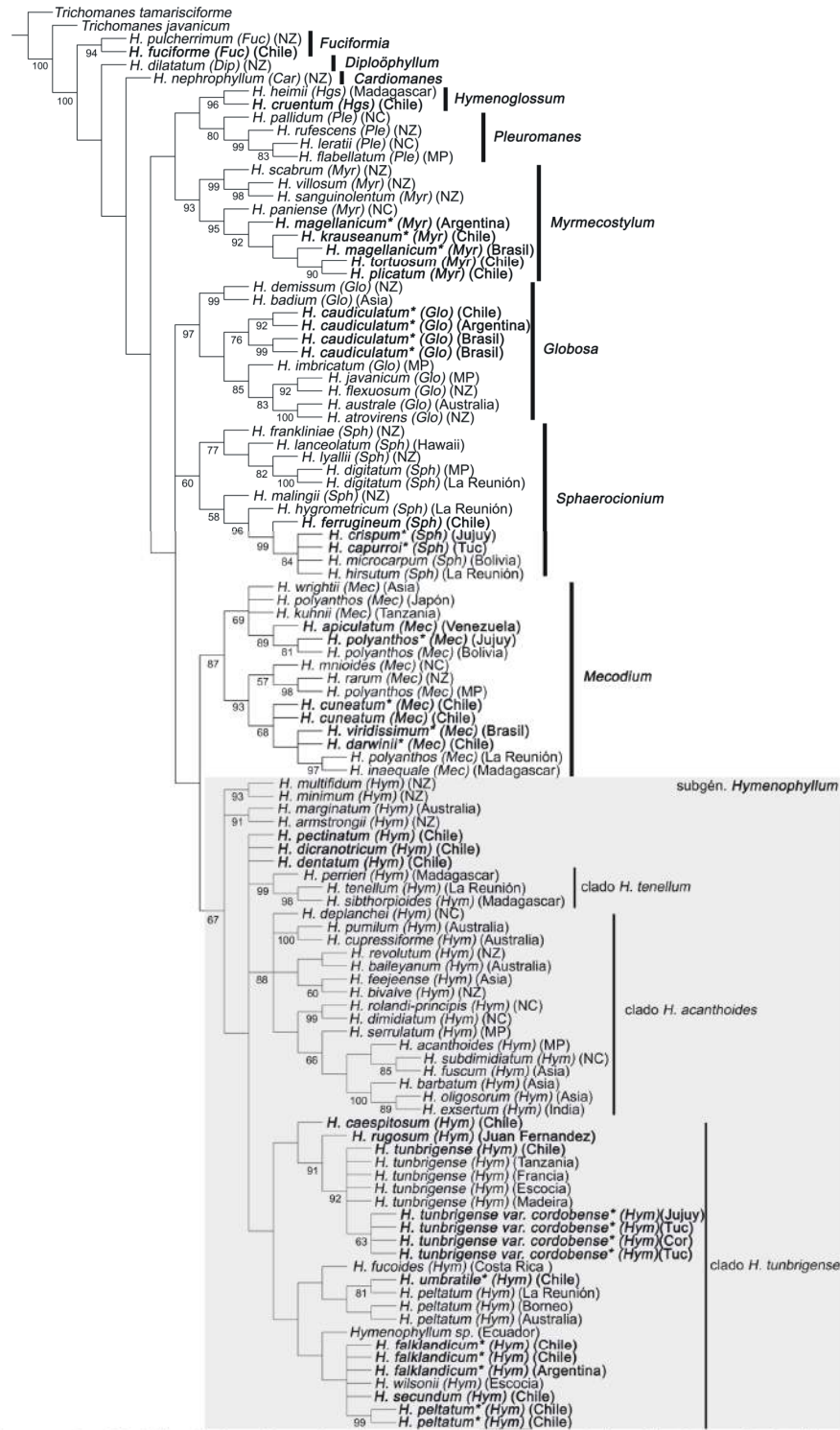


Figura 103. Consenso estricto del análisis realizado con las especies de la matriz combinada de cloroplasto incluyendo las 22 secuencias obtenidas para este trabajo (indicadas con asterisco). Los valores de bootstrap $\geq 50\%$ están indicados debajo de las ramas. En negrita se indican las especies que habitan en el área de estudio. Entre paréntesis se indican los subgéneros asignados por Ebihara et al. (2006): Car: Cardiomane; Dip: Diploophyllum; Fuc: Fuciforme; Glo: Globosa; Hym: Hymenophyllum; Hgs: Hymenoglossum; Mec: Mecodium; Myr: Myrmecostylum; Ple: Pleuromane; Sph: Sphaerocionium. El cuadrado gris indica la circunscripción del subgénero *Hymenophyllum* de acuerdo a Ebihara et al. (2006), y en su interior los clados propuestos dentro del subgénero *Hymenophyllum* por Hennequin et al. (2010). Las barras verticales muestran los clados correspondientes a los subgéneros. Por último se indican también entre paréntesis el área de donde proviene la muestra: Cor: Córdoba (Argentina); Tuc: Tucumán (Argentina); MP: Melanesia-Polinesia; NC: Nueva Caledonia; NZ: Nueva Zelanda.

Mientras tanto, como ya se mencionó anteriormente, la secuencia obtenida de *H. umbratile*, resultó hermana de *H. peltatum* de La Reunión.

6.4 Discusión

Los resultados apoyan la monofilia de los subgéneros propuestos en los últimos trabajos (Hennequin et al., 2006; Ebihara et al., 2006; Hennequin et al., 2010). En el análisis realizado se observa además la necesidad de responder algunas dudas puntuales en cuanto a especies hasta el momento consideradas ampliamente distribuidas. Tal es el caso de *H. polyanthos*, que se considera el helecho más ampliamente distribuido (Tryon & Stolze, 1989). Los datos moleculares confirman las sospechas de que se trata de más de una especie y remarcen la necesidad de realizar una revisión sistemática. La secuencia obtenida en el presente trabajo de *H. polyanthos* de Jujuy se agrupa en uno de los clados formados en el subgénero *Mecodium* con buen soporte junto con especies del este de África y Asia, mientras que existe dentro del subgénero otro clado también bien sostenido, con especies de los bosques templados de Sudamérica, este de África, Brasil, Oceanía y Melanesia- Polinesia, resultado ya señalado en el trabajo de Hennequin et al. (2006). Dentro del mismo subgénero *Mecodium*, la especie *H. viridissimum* aparece relacionada con *H. darwinii* e *H. cuneatum* de los bosques templados, y también con *H. polyanthos* e *H. inaequale* del este de África. Esto podría sugerir que existe mas de un taxón considerado como *H. polyanthos*, como es el caso de *H. viridissimum* que fue diferenciado por los caracteres ya mencionados, y mostró además diferencias en el análisis molecular. La escasez de caracteres para este grupo en particular, hace necesaria la inclusión de nuevos estudios, ya sea citológicos o poblacionales, para poder diferenciar especies cercanamente emparentadas.

El subgénero *Sphaerocionium*, que se caracteriza por poseer pelos estrellados en sus frondes, resultó monofilético, en coincidencia con análisis previos (Hennequin et al., 2006b; Hennequin et al., 2010). Las especies *H. crispum* e *H. capurroi* del NOA se ubicaron junto con una especie neotropical (*H. microcarpum*), con muestra de Bolivia, y una especie con una muestra proveniente de La Reunión (*H. hirsutum*), y que también habita en el continente africano y en el neotrópico, aunque de este no existen secuencias. Existen pocas secuencias de especies de Sudamérica, particularmente de Brasil donde el subgénero *Sphaerocionium* es muy abundante, como así también pocos conteos cromosómicos, los cuales probablemente ayudarían a esclarecer la historia evolutiva de este subgénero.

En el caso de *H. magellanicum* las muestras del sur y de Brasil aparecen en diferentes posiciones en el árbol (fig. 103). También las diferencias morfológicas se han visto sólo en el tamaño de las plantas, la especie en Brasil posee una fronde más pequeña tanto en largo como

en ancho. Por lo tanto, es necesario un muestreo más amplio y una revisión más exhaustiva para determinar si se trata de 2 taxones separados.

Lo mismo ocurre con *H. caudiculatum*, las muestras se agrupan con buen soporte en 2 clados separados. *Hymenophyllum caudiculatum* es el único representante del subgénero *Globosa* presente en Sudamérica, y en este trabajo se unificaron sus variedades bajo la misma especie debido a que en su variabilidad morfológica no se encontraron caracteres claros para diferenciarlas (véase tratamiento taxonómico). Sin embargo este resultado muestra que tal vez se trate de taxones diferentes.

Otra de las especies que plantea dudas en cuanto a su identidad es *H. peltatum*, una especie presente en el sur de Sudamérica, Oceanía, este de Asia y Melanesia- Polinesia y que resultó un taxón polifilético en el análisis. Las muestras de los bosques templados están más emparentadas con sus especies afines *H. falklandicum* e *H. secundum* que con las muestras de La Reunión, de donde proviene el tipo de la especie. La muestra de La Reunión se ubicó junto con la especie *H. umbratile* con un 81 % de bootstrap, mostrando que existe mayor afinidad entre aquella especie y *H. umbratile*, que con *H. peltatum* del sur. Es necesario estudiar material de La Reunión para confirmar estos resultados.

Hymenophyllum tunbrigense es una especie ampliamente distribuida, presente en América, Europa, y este de África. La especie *H. rugosum* que se ubica como grupo hermano, a pesar de su mayor tamaño y de sus pinnas lanceoladas, presenta algunos caracteres que la acercan, que son la ubicación de los soros, siempre acroscópicos, y en general 1 por pinna, y la presencia de cortos pelos o papilas rojizas en sus ejes. La ubicación de los soros tiene más peso que la división hacia un solo lado o hacia ambos lados de las pinnas, carácter utilizado por Diem & Lichtenstein (1959), y cuyos estados – sólo las basales divididas hacia ambos lados, las demás divididas acroscópicamente – son a menudo difíciles de definir claramente.

Los clados planteados por Hennequin et al. (2010) para el subgénero *Hymenophyllum* (fig. 103, recuadro gris), indican que es necesario continuar los estudios con el fin de dilucidar las relaciones dentro de éste. El clado *H. tunbrigense*, más las especies *H. caespitosum*, *H. dicranotrichum*, *H. dentatum* e *H. pectinatum* que no se agrupan en ninguno de los clados propuestos por Hennequin et al. (2010) para este subgénero (fig. 103, recuadro gris), conforman un grupo de especies morfológica y citológicamente distintas, y sin embargo emparentadas, que comparten una misma área, de gran interés para entender la evolución del subgénero.

6.5 Conclusiones

Las 22 muestras secuenciadas en este trabajo se ubicaron en sus respectivos subgéneros *sensu* Ebihara et al. (2006). Los 7 subgéneros presentes en el área resultaron monofiléticos. La

especie *H. viridissimum*, segregada de *H. polyanthos* por diferencias morfológicas, como el follaje ondulado, indusios globosos y segmento sorífero más ancho que el involucro, mostró afinidad con las especies del subgénero *Mecodium* que habitan en los bosques templados del sur, confirmando que se trata de un taxón diferente.

Las especies neotropicales del subgénero *Sphaerocionium* requieren más marcadores para poder entender sus relaciones de parentesco.

La especie *H. magellanicum* presente en Brasil, probablemente sea un taxón diferente al que habita en el sur de Argentina y Chile. Para confirmar esto es necesario un estudio más detallado. Del mismo modo, la especie *H. caudiculatum* de Brasil podría corresponder, de acuerdo a los resultados observados, a un taxón diferente al que habita en los bosques templados.

Hymenophyllum polyanthos e *H. peltatum* aparecen como complejos de especies donde es necesario continuar los estudios sistemáticos. El nombre *H. peltatum* podría ser erróneo para la especie de los bosques subantárticos.

Por último *H. caespitosum*, *H. dicranotrichum*, *H. dentatum* e *H. pectinatum*, aparecen como taxones morfológicamente disímiles, con escasas afinidades con otras especies del área, y que tampoco se agrupan con estas especies en los análisis moleculares, por lo cual podrían constituir subgrupos monoespecíficos dentro del subgénero *Hymenophyllum*.

VII. Comentarios Biogeográficos

7.1 Distribución de los helechos en el mundo

En el mundo hay alrededor de 13.600 especies de helechos y licófitas. Éstas muestran, en general, en todo el planeta un patrón dominante llamado el “gradiente de diversidad latitudinal”. En ambos hemisferios el número de especies por unidad de área se incrementa desde los polos hacia el ecuador (Moran, 2008).

En los trópicos, los helechos y licófitas no están distribuidos uniformemente. Las montañas alojan muchas más especies que las tierras bajas (Moran, 1995). Incluso en las montañas, la riqueza de especies no está distribuida uniformemente. Se incrementa desde las tierras bajas (> 800 m s.m.) hasta las elevaciones medias (800-2000 m s.m.) y luego disminuye hacia el límite de los bosques, al igual que en la mayoría de animales y plantas (Moran, 2008).

7.2 Distribución y origen de *Hymenophyllum*

El género *Hymenophyllum* presenta una distribución muy amplia, estando presente en todos los continentes (excepto la Antártida). Una característica importante es la falta de áreas de distribución que caractericen grandes grupos. Esta amplia distribución se observa en los diferentes niveles dentro de la topología de los principales clados definidos en la filogenia realizada por Hennequin et al. (2006b, 2010).

Para *Hymenophyllum* se definen dos centros principales de biodiversidad, uno en el Neotrópico y otro en la región de Malasia y Polinesia. El Neotrópico, que comprende al área estudiada, presenta una alta riqueza de especies en relación con los subgéneros *Mecodium* y *Sphaerocionium* como fueron definidos por Morton (1968), con aproximadamente el 70% de las especies de *Sphaerocionium* presentes en esta región, y 30% de las especies de *Mecodium*.

Además muchas especies de *Hymenophyllum* se encuentran en las regiones templadas. Esta es una diferencia con *Trichomanes*, género que habita mayoritariamente en los trópicos. Otra diferencia entre los dos géneros radica en la distribución altitudinal: en las selvas de montaña tropicales y subtropicales, a menudo se encuentra *Hymenophyllum* a mayores altitudes que *Trichomanes*. En América del Sur, en los bosques amazónicos de tierras bajas predominan sobre todo especies de *Trichomanes*, mientras que en los bosques de los Andes los *Hymenophyllum* son más numerosos. Esta distribución también fue verificada por Ebihara et al. (2002), que muestra que en el Pacífico Occidental, la altitud del hábitat de *Hymenophyllum* es significativamente mayor que la de *Trichomanes*.

Los datos acumulados hasta ahora acerca de las Hymenophyllaceae sugieren que éstas fueron originalmente terrestres y que el epifitismo apareció en linajes más recientes (Dubuisson, 2003; Hennequin et al. 2008). Si se acepta la datación de la diversificación de *Hymenophyllum*, género casi exclusivamente epífito, sólo hacia el final del Cretácico (más de 65 millones de años) (Schneider et al. 2004; Hennequin et al. 2008), la hipótesis de un tipo de diversificación condicionada por la diversificación de las angiospermas como portadoras de epifitismo—diversificación que tiene una escala real entre finales del Mesozoico y principios del Cenozoico (Behrensmeyer et al., 1992), con la instalación de un dosel cerrado formado por angiospermas—puede también llegar a ser posible (Hennequin, 2004).

Dos centros de origen diferentes fueron propuestos en el siglo 20 para la familia, por Copeland e Iwatsuki. Copeland, en 1938, propone un origen meridional de las Hymenophyllaceae, a partir de dos observaciones: 1) Las Hymenophyllaceae son más diversas en el Sur, y 2) determinados taxa (los géneros monotípicos) también están presentes en esas regiones. Copeland se basó en la suposición de que Antártida habría experimentado al momento (no especificado) del origen de la familia, un clima templado a subtropical. La dispersión se invoca a continuación para explicar una distribución actual más amplia, ya que la teoría de la deriva continental no se reconocía en el momento de Copeland. En 1939, se amplió esta teoría a la mayoría de las familias de helechos (Hennequin, 2004). La aceptación general de la teoría de la deriva continental (originalmente presentada por Wegener en 1912) se produjo en los años 1960 a 1970. Lovis (1959), un seguidor de esta teoría, dice: "Si tuviéramos que sustituir Gondwana por Antártida, quizás la hipótesis [de Copeland] sería más sostenible". Parris (2001) advierte sin embargo, que la gran mayoría de las familias de helechos son de edad más reciente (Cretácico Superior) y por lo tanto también recurre a la dispersión a larga distancia para explicar la distribución circumpolar antártica de algunas familias de helechos. En el caso de las Hymenophyllaceae los datos paleobotánicos sugieren que su origen data de antes de la división de Gondwana, por lo que este tipo de dispersión no debería necesariamente ser invocada. La diversificación de *Hymenophyllum* (y la de la familia) podría ser más reciente de lo esperado, y haber ocurrido mientras la ruptura de Gondwana ya estaba muy avanzada. En ese caso, la hipótesis de una diversificación en el supercontinente ya no sería posible. Sin embargo se puede suponer una diversificación en un área más pequeña que la totalidad del supercontinente Gondwana, que podría incluir algunas de las regiones hoy disjuntas o continentes actuales (Hennequin, 2004).

7.3 Hipótesis biogeográficas

La biogeografía histórica utiliza datos biogeográficos descriptivos a fin de proponer y probar hipótesis acerca de la evolución de la distribución de los organismos en la superficie del

globo y en el tiempo (Brown & Lomolino, 1998). Las hipótesis de dispersión y de vicarianza son utilizadas para explicar la distribución actual de las plantas, y numerosos métodos inclinados hacia uno u otro fenómeno han sido creados. Aquí sólo se mencionarán brevemente los argumentos que defienden cada uno de estos procesos y luego los resultados obtenidos por Hennequin (2004) en un Análisis de Dispersión y Vicarianza (DIVA), realizado en su tesis doctoral, que utilizaremos luego para contrastar con los resultados obtenidos en el análisis molecular. Para ello se muestra el árbol obtenido coloreado de acuerdo a la procedencia de la muestra (figura 104).

7.3.1 Dispersión

La dispersión es el proceso mediante el cual se supone que los organismos han emigrado a través de barreras preexistentes. El dispersalismo es el enfoque desarrollado a partir de las ideas de Darwin (1859) y Wallace (1876), que básicamente supone que las especies se originan en centros de origen, a partir de los cuales se dispersan al azar, atraviesan barreras preexistentes y colonizan nuevas áreas (Morrone, 2007).

Existe fuerte evidencia de la gran capacidad de dispersión de helechos y licófitas en las floras de las islas oceánicas (Moran, 2008). Los helechos en general poseen gran número de especies en islas volcánicas o de origen relativamente reciente a partir del suelo marino (generalmente dentro de los últimos 10 millones de años), que nunca estuvieron unidas a algún continente. Representan un porcentaje de entre 16-60 % de las floras de esos sitios. En contraste, selvas húmedas tropicales en los continentes tienen sólo 5-10 % (Moran, 2008). Las esporas, debido a su pequeño tamaño, probablemente pueden dispersarse a grandes distancias a través del viento. Los vientos húmedos, turbulentos, podrían ser eficaces en el transporte, y en estas condiciones, las esporas no estarían expuestas a ambientes atmosféricos rigurosos (Tryon, 1970). El transporte sería menos eficiente en las Osmundaceae, algunas Hymenophyllaceae, y algunos grammitidoideos y onocleoides en la familia Polypodiaceae, ya que tienen esporas verdes con paredes delgadas y contienen clorofila. En estos casos la viabilidad de las esporas, en condiciones favorables, es usualmente menos de un mes (Lloyd, 1970). Entre los helechos epífitos, la migración a largas distancias puede verse mejorada en aquellos grupos que poseen gametofitos perennes, coloniales, gemíferos, como es el caso de gramitidoideos, vittariodeos e Hymenophyllaceae (Moran, 2008). De hecho, los epífitos con este tipo de gametofitos están sobre-representados en las disyunciones de mismas especies o especies hermanas entre el neotrópico y África-Madagascar (Moran & Smith, 2001).

Tryon (1970) señala que las Hymenofilaceas son un grupo generalmente confinado a los hábitats húmedos y protegidos, están bien representadas en muchas islas, y sus esporas al parecer se dispersan fácilmente. Las especies de la familia representan el seis por ciento de todos los helechos; en la isla de Cocos (Guam, Océano Pacífico) representan 25 por ciento de la

flora de helechos, en las islas de Juan Fernández (Chile, Océano Pacífico) el 29 por ciento, y en las Islas de Tristán da Cunha (Océano Atlántico) 10 por ciento de la flora de helechos.

Las posibilidades de dispersión de las especies de un área de origen a una isla involucrarán a los vientos, así como la dirección, la distancia, el tamaño y el medio ambiente de la isla de destino. La fuerza y la dirección de los vientos pueden ser decisivas en el transporte de esporas a partir de un área de origen a una isla. Se espera que los mejores migradores tengan menos probabilidad de evolucionar, debido a que un fenotipo ampliamente adaptado tendería a amortiguar el genotipo contra presiones selectivas, mientras que los malos migradores serían más propensos a convertirse en especies endémicas debido a un fenotipo adaptado precisamente expondría el genotipo a presiones selectivas (Tryon, 1970).

La dispersión y la migración son procesos diferentes aunque complementarios. La dispersión es el transporte (en helechos) de esporas desde un lugar a otro; la migración es el establecimiento exitoso de una especie en una nueva área luego de la dispersión. La migración no puede tener lugar sin dispersión, pero la dispersión puede ocurrir (a veces con alta frecuencia) sin migración (Tryon, 1970).

7.3.2 Vicarianza

La vicarianza es el proceso de surgimiento de barreras geológicas o de otro tipo, que fragmentan las distribuciones de las especies ancestrales, luego de lo cual las especies descendientes pueden evolucionar separadamente (Morrone, 2007). La aceptación de la teoría de la deriva continental, junto con el desarrollo de la cladística en la década de 1960, permitió a la biogeografía tomar conciencia de la relación entre una especie y el área que ocupa. Para Platnick & Nelson (1978) la cuestión fundamental radica en encontrar un patrón que explique la distribución de las distintas biotas.

Lovis (1959) fue un defensor de la teoría de la deriva continental. Según este autor la dispersión a larga distancia debe ser rechazada como explicación para la distribución actual de las pteridófitas. Plantea que las afinidades entre las floras pteridofíticas de Nueva Zelanda, Australia, el sur de América del Sur y las islas Kerguelen están de acuerdo con la hipótesis de una diversificación de la flora del supercontinente Gondwana antes de iniciar el desplazamiento a finales del Jurásico Medio – principios del Jurásico Temprano.

Como se ha visto, tanto la dispersión como la vicarianza han sido invocados para tratar de explicar la distribución actual de los helechos, y de las plantas en general. El problema parece estar en que parte se le asigna a la vicarianza y que parte a la dispersión a larga distancia (Hennequin, 2004).

7.4 Análisis de dispersión y vicarianza (DIVA) en el género *Hymenophyllum*

Los análisis de Dispersión-Vicarianza, DIVA (Ronquist, 1997) realizados por Hennequin (2004), sugieren una distribución ancestral amplia de los nodos basales del género *Hymenophyllum* (fig. 104), que implican varias áreas: África-Madagascar-Mascareñas, Malasia-Polinesia, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda y sur de América del Sur. Sin embargo estiman que la distribución ancestral era no tan generalizada, probablemente Nueva Zelanda y/o regiones cercanas (al menos Australia y la Antártida). Una distribución amplia se infiere en los nodos más derivados y la base de los grandes clados. También se desprende de este análisis que la dispersión parece haber jugado un papel importante en la distribución actual de *Hymenophyllum* ya que DIVA presentó no menos de 38 eventos de dispersión. Se encontraron eventos adicionales de vicarianza conocidos en biogeografía, por ejemplo una vicarianza entre África por un lado, y América del Sur, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda por el otro, y entre América Sur, por un lado, y Nueva Caledonia y Nueva Zelanda en el otro lado (dentro del subgénero *Hymenophyllum*) (Hennequin, 2004).

Las afinidades florísticas observadas por numerosos autores entre áreas meridionales (sur de Chile, Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia), se encontraron en diferentes niveles de la topología del árbol de reconstrucción de áreas ancestrales, pero especialmente en la base, lo que muestra conexiones en Gondwana. La distribución ancestral en las áreas propuestas por Hennequin (2004) para los tres nodos principales más basales sugiere que *Hymenophyllum* estaba muy extendida y diversificada en el continente Gondwana o en partes de él.

En el Jurásico, Gondwana comprendía, en el oeste, la tierra actualmente correspondiente a América del Sur y África, y al este, los que corresponden a la Antártida, Australia, India, Madagascar, Arabia, Tasmania, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Nueva Caledonia. La fase principal de la fragmentación de Gondwana se habría iniciado en el Jurásico Medio (180 Ma) (McLoughlin, 2001). El primer paso de esta fragmentación es la separación de los bloques occidental y oriental, que terminó alrededor de 160 Ma. En una segunda fase, alrededor de 130 Ma, se inició la separación de Madagascar y la India y entre Australia y la Antártida, así como entre América del Sur y África. Hace 120 Ma, Gondwana dio lugar a cuatro partes: América del Sur, África, Madagascar-India y la Antártida-Australia-Nueva Zelanda-Nueva Caledonia. Finalmente, a mediados del Cretácico (100 Ma), Australia, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda se separaron de la Antártida. Nueva Zelanda, sin embargo, permaneció conectada al sur con la Antártida, y al norte, con la costa este de Australia hasta 90-80 Ma (Hennequin, 2004). El sur de América del Sur, también permaneció conectada con la Antártida hasta los 35-30 Ma (McLoughlin, 2001), y por lo tanto, a través de la Antártida, con Australia hasta entrado el Cenozoico (Hallam, 1994; Metcalfe, 1999).

Si el género *Hymenophyllum* se diversificó en el continente Gondwana, es de esperar encontrar eventos de vicarianza que correspondan a secuencias de la dislocación del supercontinente. Esto se demostró en el ya mencionado análisis DIVA que presenta varios

eventos de vicarianza entre África-América del Sur y Australasia, que de hecho podría corresponder a la separación de los bloques oriental y occidental de Gondwana. Sin embargo, Hennequin (2004) señala que a menudo es sólo el sur de América del Sur el área involucrada. Sólo en el caso de *Sphaerocionium* se propone un caso que implica vicarianza dentro de América del Sur, entre el Norte y el Sur (NAS + SAS), indicando una distribución ancestral en las dos áreas. El origen de la única especie del grupo de América del Sur templada y Nueva Zelanda, *H. ferrugineum*, todavía no presenta una explicación clara (Hennequin, 2004). Más a menudo, se propone una relación entre el sur de América del Sur y África, específicamente Madagascar (*Hymenophyllum cruentum* e *H. heimii*) o islas Mascareñas (*H. cuneatum* e *H. polyanthos*). Dentro del actual subgénero *Hymenophyllum*, también se observa afinidad entre una especie del sur de América del Sur (*H. rugosum*) y una muestra proveniente de Europa de una especie cosmopolita (*H. tunbrigense*). Se postula que la aridez del clima que prevaleció en la mitad sur de África y América del Sur Jurásico a Cretácico Inferior (Scotese, 2002; Willis y McElwain, 2002) pudo haber limitado la distribución de *Hymenophyllum* en estos continentes. Por otro lado, Madagascar tiene una larga historia geológica, como ha señalado de Wit (2003) desde 90 Ma los eventos de vicarianza y dispersión deben haber tenido un papel en la composición biótica actual de la isla continente, pero la ausencia de un registro fósil continuo vuelve a las hipótesis de vicarianza difíciles de testear. Una hipótesis que puede avanzar para explicar la relación entre los dos primeros taxones antes citados, implica que la especie *H. heimii*, endémica de Madagascar, es una reliquia de Gondwana que data del Cretácico, como los presentados por Schatz (1996) para los grupos de angiospermas basales (Hennequin, 2004).

Respecto al subgénero *Hymenophyllum*, DIVA propone una dispersión del sur de América del Sur hacia el Norte. Esta dirección de dispersión parece plausible, ya que en numerosos estudios (ver Hooghiemstra et al., 2001) se ha demostrado que los taxones templados del sur podrían "remontar" a lo largo de la cordillera de los Andes y llegar al norte del continente, e incluso, desde allí, hacia América del Norte (Hennequin, 2004).

Los resultados de Hennequin (2004) confrontados con los datos geológicos y paleoclimáticos, sugieren que *Hymenophyllum* se diversificó en el Cretácico en la parte sur de Gondwana, donde prevaleció un clima templado cálido (Scotese, 2002; Willis y McElwain, 2002). La autora señala que entre las áreas propuestas para el nodo ancestral, sólo algunas deberían ser consideradas como involucradas en la distribución ancestral, ya que las dispersiones a otras áreas deben haber sido probablemente frecuentes cuando estas regiones eran todavía relativamente cercanas, hasta mediados del Cenozoico.

A continuación mencionaré algunas observaciones que se desprenden a partir del análisis filogenético realizado con la matriz combinada de cloroplasto en conjunto con las nuevas secuencias aportadas. En la figura 104 se observa el árbol obtenido coloreado de acuerdo a la procedencia de las muestras.

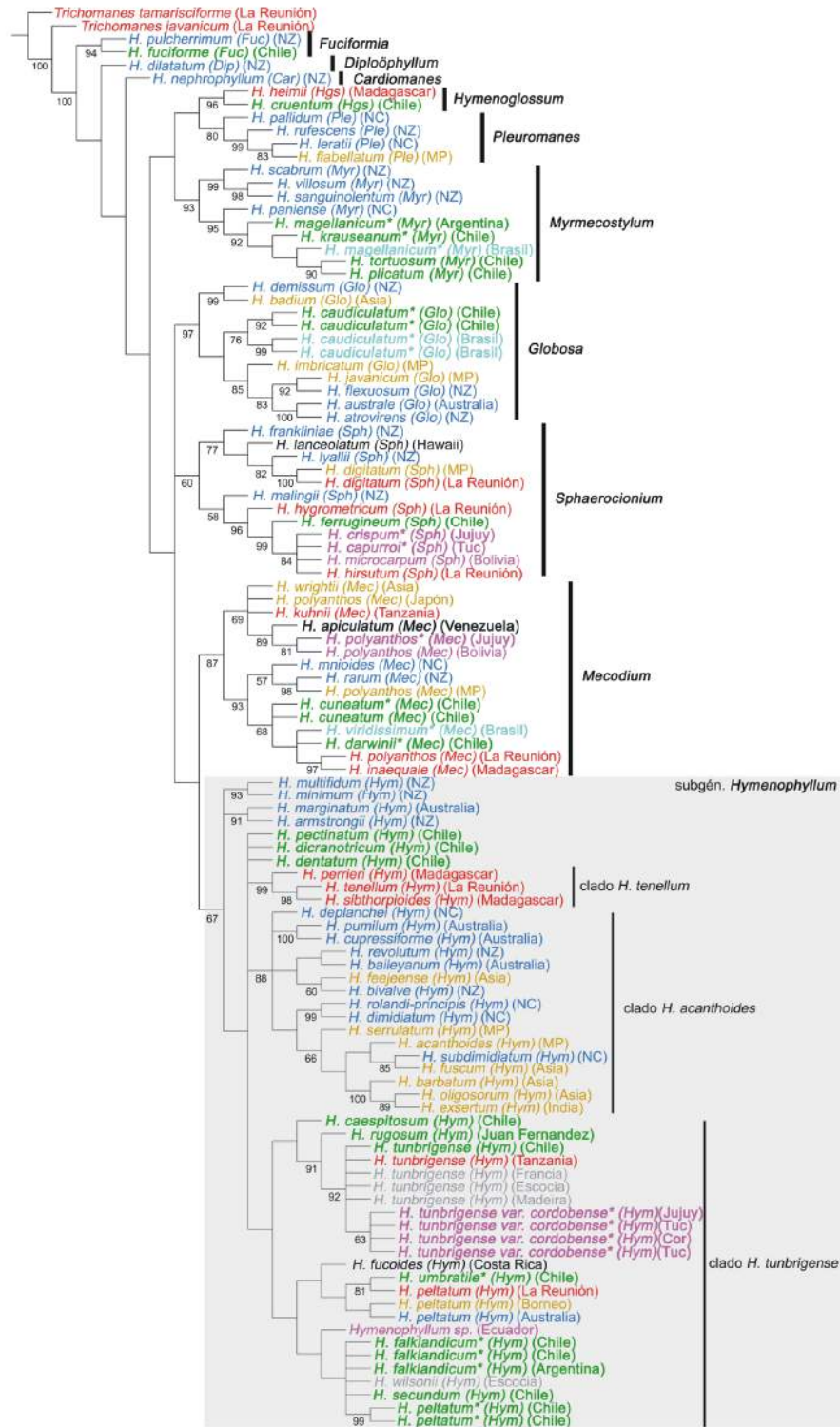


Figura 104. Consenso estricto del análisis realizado con las especies coloreadas según procedencia del voucher (véanse referencias en figura 103). Rojo: África- Madagascar- Mascarenas. Azul: Oceanía. Marrón: Asia. Gris: Europa. Verde: América del Sur templada (sur de Argentina y Chile). Turquesa: sur de Brasil. Rosa: NOA y Andes sudamericanos.

Se observa que el sur de América del Sur tiene afinidades con muchas áreas diferentes, aunque son frecuentes las relaciones entre los taxones del sur de América Sur (SAS) y taxones de Australia, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda (Figura 104).

En la filogenia obtenida en esta tesis se observa que los clados basales, que corresponden a los subgéneros *Cardiomanes*, *Diploöphyllum*, *Fuciformia*, *Globosa*, *Hymenoglossum*, *Myrmecostylum* y *Pleuromanes* poseen una distribución principalmente en las regiones del sur (Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, sur de Chile), con pocas especies que llegan al sur de Brasil (*H. asplenoides*, *H. caudiculatum*, *H. magellanicum*), y un caso de una especie endémica de Madagascar (*H. heimii*).

Se observan también afinidades entre los taxones de las regiones norte y sur de América del Sur, por ejemplo dentro del clado *Sphaerocionium*, en donde se forman grupos hermanos entre *H. ferrugineum* y las especies del NOA de este subgénero (*H. crispum* e *H. capurroi*). El subgénero *Sphaerocionium*, típicamente tropical, se divide en dos subclados, y ambos cuentan con especies de Nueva Zelanda, uno con especies neotropicales y de La Reunión, y otro con una especie de Hawaii, una especie de Melanesia-Polinesia, y una especie de La Reunión. La distribución de los dos subclados se solapa en África y Madagascar (figura 104).

Para el subgénero *Mecodium* también se observan dos subclados, uno de ellos con especies de Asia, este de África y Sudamérica, y el otro con especies de Nueva Zelanda, Nueva Caledonia y Melanesia- Polinesia por un lado y especies de sur de Chile, Brasil y este de África por el otro (figura 104). La especie *H. viridissimum*, como se observa en la figura 104, podría representar un ejemplo similar al propuesto por Hennequin en su análisis para el subgénero *Sphaerocionium*, dado que se observa aquí afinidades que podrían mostrar vicarianza entre SAS y el NAS.

El subgénero *Hymenophyllum* se encuentra bien diversificado en los bosques del sur, y posee especies afines en la región del NOA (figura 104). Los resultados obtenidos por Hennequin et al. (2010), incluyendo los subclados propuestos para el subgénero *Hymenophyllum*, y los resultados obtenidos para el mismo con las nuevas secuencias agregadas muestran algunos grupos de especies anidadas, como el caso de las especies *H. multifidum*-*H. minimum* de Nueva Zelanda, y *H. marginatum*-*H. armstrongii* de Australia y nueva Zelanda respectivamente. Lo mismo ocurre con las especies *H. pectinatum*, *H. dicranotrichum* y *H. dentatum* todas del sur de los bosques templados de Sudamérica. El resto de las especies, acorde al trabajo de Hennequin et al. (2010), se agrupan en 3 clados sin soporte, que la especialista denominó *H. tenellum*, *H. acanthoides* y *H. tunbrigense*. El primero de ellos abarca sólo 3 especies de Madagascar, el segundo posee exclusivamente especies de Australia, Nueva Caledonia, Melanesia- Polinesia y Asia. Por último, en el clado *H. tunbrigense* se agrupan todas las especies del área aquí estudiadas, juntamente con especies de Australia, Melanesia- Polinesia, este de África y Europa.

7.5 Distribución por áreas de alta diversidad en el Cono Sur

El género se distribuye en el área de estudio principalmente en 3 zonas: los bosques templados del sur de Argentina y Chile, los bosques nublados o yungas del noroeste argentino, y los bosques o selva atlántica del sur de Brasil.

Existen también puntos aislados donde se encuentran especies que se supone corresponden a antiguos puntos de una distribución continua, como por ejemplo *H. tunbrigense* var. *cordobense* que se halla en las sierras grandes de Córdoba y en las áreas montanas del noroeste de Argentina. Otro ejemplo es el caso del bosque Fray Jorge sobre el océano Pacífico en la región de Coquimbo (Chile) que conserva una población de *H. peltatum*, especie que se encuentra en los bosques andinos del sur. Mientras que en Paraguay y el área lindante del estado de Mato Grosso do Sul, en Brasil se encuentra *H. apiculatum*, que también se distribuye en las laderas de los Andes. El único país en donde no se encontraron representantes nativos del género dentro del área de estudio de esta tesis, es Uruguay.

7.5.1 Bosques templados

Se ubican en el sur de Argentina y Chile, gracias a la influencia de los vientos húmedos del oeste. La mayor cantidad de especies se hallan del lado chileno (21), mientras que del lado argentino (17) encontramos una especie endémica (*H. quettrihuense*), y una cuya presencia en Chile requiere ser confirmada (*H. nahuelhuapiense*). Las zonas más favorables para el género son las regiones de Los Lagos, de Los Ríos, y de Aisén (X, XIV y XI) en donde se hallan gran parte de las especies. Algunas tienen amplia distribución llegando en algunos casos a cubrir toda el área hasta el extremo sur del continente, Islas Malvinas (*H. tortuosum*, *H. caespitosum*) o incluso en las Islas Georgias del Sur (*H. falklandicum*).

El área presenta características particulares ya que en ella se encuentra muy bien representado el subgénero *Hymenophyllum* con el 50 % (11 especies) del total para el área del sur de Argentina y Chile. Estas especies se ubican en el clado *H. tunbrigense* junto con especies neotropicales, africanas, de Melanesia- Polinesia y Oceanía. Es un subgénero que reviste un gran interés en esta área debido a la variabilidad morfológica y en su número cromosómico, principalmente en los bosques del sur donde coexisten especies muy particulares y que no llegan a incluirse en ninguno de los clados propuestos por Hennequin et al. (2010), como *H. caespitosum*, *H. dentatum*, *H. dicranotrichum*, e *H. pectinatum*.

Los subgéneros basales también se encuentran bien representados, algunos con especies compartidas con el sur de Brasil (*Globosa*), con Oceanía (*Fuciformia*), o con ambos (*Myrmecostylum*). Otros poseen especies hermanas en el este de África (*Hymenoglossum*).

7.5.2 Bosques nublados o Yungas

En esta región continua de bosques andinos, se encuentran especies del género que llegan a su límite austral de distribución en las laderas orientales de las sierras del noroeste argentino. Se registran hasta el momento un total de 4 especies, pertenecientes a los subgéneros: *Hymenophyllum*, *Mecodium*, una especie de cada uno, y dos especies de *Sphaerocionium*.

Esta área se encuentra muy relacionada con el bosque atlántico, con el cual comparten dos especies: *H. polyanthos* e *H. crispum*. Esta afinidad ha sido observada por varios autores (Arana et al. 2013), facilitada por la presencia de las Sierras Pampeanas. También poseen afinidades con el bosque templado a través de *H. tunbrigense* var. *cordobense*. Esta última a su vez es afín morfológicamente a *H. megachilum* del sur de Brasil, que aún no ha sido secuenciada, y probablemente los 3 taxones se agrupen en un mismo clado. Por último encontramos a *H. capurroi*, especie afín a *H. delicatulum* del sur de Brasil y probablemente también muy cercanamente emparentada.

Como se mencionó, los bosques nublados del NOA representan el límite sur de las Yungas. Esta provincia fitogeográfica, se extiende por las laderas orientales de los Andes formando una faja angosta relativamente homogénea hasta los llanos de Venezuela y Colombia (Cabrera & Willink, 1973). Actualmente, algunos autores (e.g. Ibisch & Mérida, 2003) consideran que la provincia de las Yungas (*sensu* Cabrera & Willink, 1973) se trata en realidad de varias unidades ecológicas, denominando al área por debajo del codo andino, es decir el extremo sur, como Bosque Tucumano- Boliviano. Si consideramos esta unidad ecológica vemos que al norte de la misma, en la región de Cochabamba, Bolivia, existen datos de hasta 11 especies de *Hymenophyllum* (Kessler et al. 2000). La flora de Bolivia presenta una diversidad tal que necesitaría un tratamiento taxonómico particular. La falta de continuidad ocasionada por el desconocimiento de esta área ocasiona algunos inconvenientes nomenclaturales y de delimitación de las especies. Especies con amplia distribución y ampliamente aceptadas como *H. crispum* e *H. polyanthos*, está claro que presentan una distribución continua que descende por los Andes y se extiende también a la costa atlántica de Brasil. Para el caso de *H. capurroi*, a pesar de que existen colecciones para el sur de Bolivia, es decir por debajo del codo andino, todavía no se registraron colecciones más al norte, ni se pudo comprobar que sea una especie exclusiva de lo que se denomina Bosque Tucumano-Boliviano (Ibisch & Mérida, 2003). Algo similar ocurre con *H. tunbrigense* y sus variedades. A pesar de que se cita *H. tunbrigense* en trabajos florísticos para Bolivia (e.g. Kessler et al., 2000), esta especie no fue considerada para la Flora de Perú (Tryon & Stolze, 1989).

7.5.3 Bosque o Mata Atlántica

El área considerada fueron los 3 estados meridionales de Brasil, y se trataron 23 especies. Corresponde principalmente al Bosque o Mata Atlántica, aunque se hallan especies también en zonas alejadas del mar, en el planalto. En esta región, y en general en la parte subtropical y tropical, se encuentra bien representado el subgénero *Sphaerocionium* con 14 especies (60,86 % del total). El subgénero *Mecodium* se encuentra representado por 4 especies, 2 especies del subgénero *Hymenophyllum* y los subgéneros *Hymenoglossum*, *Globosa* y *Myrmecostylum* con 1 especie cada uno. Las relaciones del subgénero *Mecodium* ya fueron mencionadas, el caso de la especie polimórfica *H. polyanthos* requiere un estudio más profundo. La especie *H. viridissimum* que se acepta y segrega de *H. polyanthos*, en el análisis filogenético mostró mayor afinidad con las especies de los bosques templados aunque sin soporte, y con especies del este de África (*H. polyanthos* e *H. inaequale*), formando un clado con 67 % de bootstrap. Asimismo las especies *H. hirsutum* e *H. pulchellum* fueron consideradas para el este de África.

7.6 Comentarios finales

A pesar de poseer un origen antiguo, estimado en el Triásico para la familia, el género *Hymenophyllum*, evolucionó en gran medida entre mediados y finales del Cretácico, cuando la división de Gondwana había llegado al número de continentes que existen en la actualidad, aunque permanecían conexiones entre el sur de América del Sur y la Antártida.

Los eventos de vicarianza del continente Gondwana son observados frecuentemente en distintos clados de los árboles analizados.

Asimismo los eventos de dispersión se postulan para explicar la distribución actual de las especies emparentadas, y aunque existen patrones definidos observados en otras especies, que podrían ser atribuidos a eventos de vicarianza, algunas disyunciones, como por ejemplo entre el sur de Brasil y Madagascar, pueden haber ocurrido por dispersión.

Las 3 áreas que abarca este trabajo, muestran especies compartidas entre si. Los análisis moleculares previos y el realizado para esta tesis confirman estos resultados. El NOA representa el extremo sur del bosque Tucumano-Boliviano, con un número considerablemente menor de especies que en el extremo norte de esta unidad ecológica. En el sur de Argentina y Chile predomina el subgénero *Hymenophyllum* en cuanto al número de especies, mientras que en el sur de Brasil, *Sphaerocionium*.

A excepción del subgénero *Fuciformia*, todos los subgéneros restantes mostraron vinculaciones entre el sur de Argentina y Chile y el sur de Brasil. En los subgéneros más basales fueron frecuentes, además, las afinidades con especies de Australia, Nueva Zelanda y Nueva

Caledonia. En cambio tanto en el subgénero *Sphaerocionium*, como en *Mecodium*, se pudo observar, además de las afinidades entre el sur de Argentina y Chile y el sur de Brasil, especies emparentadas que habitan en el sur de Argentina y Chile y en África-Madagascar-Mascareñas.

El subgénero *Hymenophyllum* mostró, en el clado *H. tunbrigense* gran número de especies en el sur de Sudamérica, con especies afines principalmente neotropicales y ampliamente distribuidas. También se observó el patrón ya mencionado de especies africanas.

VIII. Conclusiones

En el trabajo de revisión sistemática del género *Hymenophyllum* en el Cono Sur se reconocieron 45 especies: *H. apiculatum*, *H. asplenioides*, *H. axillare*, *H. caespitosum*, *H. capurroi*, *H. caudiculatum*, *H. crispum*, *H. cruentum*, *H. cuneatum*, *H. darwinii*, *H. delicatulum*, *H. dentatum*, *H. dicranotrichum*, *H. elegans*, *H. falklandicum*, *H. fendlerianum*, *H. ferrugineum*, *H. filmenofilicum*, *H. fragile*, *H. fuciforme*, *H. fucoides*, *H. glaziovii*, *H. hirsutum*, *H. krauseanum*, *H. lineare*, *H. magellanicum*, *H. megachilum*, *H. microcarpum*, *H. nahuelhuapiense*, *H. pectinatum*, *H. peltatum*, *H. plicatum*, *H. plumosum*, *H. polyanthos*, *H. pulchellum*, *H. quetrihuense*, *H. rufum*, *H. rugosum*, *H. secundum*, *H. tortuosum*, *H. tunbrigense* (var. *tunbrigense* y *cordobense*), *H. ulei*, *H. umbratile*, *H. venustum* e *H. viridissimum*. Se encuentran distribuidas en las siguientes regiones: 22 en los bosques andino-patagónicos (19 exclusivas), 4 en el noroeste argentino (1 exclusiva), una en Paraguay y 23 en el sur de Brasil (20 exclusivas), con 5 especies compartidas.

Se actualizó la taxonomía del género, estudiándose numerosos ejemplares de herbario y materiales tipo de la gran mayoría de los taxones. Se realizaron 69 lectotipificaciones.

Se confeccionaron por primera vez claves para todas las especies de *Hymenophyllum* de América del Sur subtropical y templada.

Se aclaró la taxonomía y nomenclatura de varias especies conflictivas como: *H. fendlerianum*, *H. fragile*, *H. hirsutum*, *H. megachilum*, *H. polyanthos*, *H. pulchellum*, *H. rufum*, *H. ulei*, *H. viridissimum*, *H. venustum*.

Se incluyeron las variedades y formas de *H. caespitosum*, *H. caudiculatum*, *H. cuneatum*, *H. peltatum* e *H. rugosum* dentro del rango específico de cada uno de estos taxones. Se designó a *H. podocarpon* como sinónimo de *H. fucoides*.

Se amplió la distribución de *H. apiculatum*, *H. axillare*, *H. caudiculatum*, *H. crispum*, *H. fendlerianum*, *H. fragile*, *H. fuciforme*, *H. fucoides*, *H. polyanthos* e *H. plumosum*.

Se realizó un análisis filogenético obteniéndose secuencias del gen de cloroplasto *rbcL* para 13 especies no secuenciadas hasta el momento. Los 7 subgéneros presentes en el área resultaron monofiléticos.

La especie *H. viridissimum*, segregada a partir de diferencias morfológicas con *H. polyanthos*, se mostró anidada junto con especies del subgénero exclusivas del sur de Argentina y Chile.

Se obtuvieron secuencias de las áreas opuestas (subtropical y templada) para las especies disyuntas *H. caudiculatum* e *H. magellanicum*. Aunque estos taxones se ubicaron en diferentes posiciones en el árbol, es necesario continuar con los estudios moleculares dado que no se hallaron suficientes caracteres morfológicos para diferenciarlas.

Finalmente las 3 áreas de este estudio mostraron especies afines entre sí. A excepción del subgénero *Fuciformia*, todos los subgéneros restantes mostraron vinculaciones entre el sur de Argentina y Chile y el sur de Brasil. En los subgéneros más basales fueron frecuentes, además, las afinidades con especies de Australia, Nueva Zelanda y Nueva Caledonia. En cambio tanto en el subgénero *Sphaerocionium* como en *Mecodium*, se pudo observar, además de las afinidades entre el sur de Argentina y Chile y el sur de Brasil, especies emparentadas que habitan en el sur de Argentina y Chile y en África-Madagascar-Mascareñas.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- ARANA, M. D., M. M. PONCE, J. J. MORRONE & A. J. OGGERO. 2013. Patrones biogeográficos de los helechos de las Sierras de Córdoba (Argentina) y sus implicancias en la conservación. *Gayana Botánica* 70 (2): 357-376.
- AXSMITH, B. J., M. KRINGS & T. N. TAYLOR. 2001. A filmy fern from the Upper Triassic of North Carolina (USA). *American Journal of Botany* 88: 1558-1567.
- BEHRENSMEYER, A. K., J. D. DAMUTH, W. A. DiMICHELE, R. POTTS, H.-D. SUES & S. L. WING. 1992. Terrestrial ecosystems through time. Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals. The University of Chicago Press, Chicago. 578 pp.
- BAKSH-COMEAU, Y. S. 2000. Checklist of the pteridophyte of Trinidad & Tobago. *Fern Gazette* 16: 11-122.
- BROWN, J. J. & M. V. LOMOLINO. 1998. Biogeography. 2nd edition. Sinauer & Associates. New York. xii + 691 pp.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América Latina. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, District of Columbia. 120 pp.
- CASSÁ DE PASOS, L. A., F. F. VIDOZ, G. E. GIUDICE, J. P. RAMOS GIACOSA, M. L. LUNA & E. R. DE LA SOTA. 2010. Diversidad de helechos y licofitas del Parque Nacional Lago Puelo (Chubut-Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45(3-4): 383-403.
- CHRIST, K. H. H. 1897. *Farnkräuter der Erde*. Fischer, Jena.
- CHRISTENSEN, C. 1905–1906. *Index Filicum*. Hagerup, Copenhagen. 744 pp.
- CHRISTENSEN, C. 1910. On some species of ferns, collected by Dr. Carl Skottsberg in Temperate South America. *Arkiv för Botanik* 10(2): 1-32.
- CHRISTENSEN, C. 1934. *Index Filicum, Supplementum tertium, pro annis 1917-1933*. 220 pp.
- CHRISTENSEN, C. 1938. Filicinae. In: F. Verdoorn (ed.), *Manual of Pteridology*. The Hague: Nijhoff, pp. 522-550.
- COPELAND, E. B. 1937. *Hymenophyllum*. *The Philippine Journal of Science* 64: 1-196.
- COPELAND, E. B. 1938. *Genera Hymenophyllacearum*. *The Philippine Journal of Science* 67: 1-

COPELAND, E. B. 1947. *Genera Filicum*. Waltham, Massachusetts. 247 pp.

DE LA SOTA, E. R. 1977. Pteridofitas. En: A. L. Cabrera (ed.), *Flora de la Provincia de Jujuy*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Tomo 13, Parte 2, 275 pp.

DE LA SOTA, E. R., M. M. PONCE, M. MORBELLI & L. CASSÁ DE PAZOS. 1998. Pteridofitas. En: M.N. Correa (ed.), *Flora Patagónica*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 8(1), pp. 282-369.

DE WIT, M. J. 2003. Madagascar: head it's a continent, end it's an island. *Annual Review of the Earth and Planetary Sciences* 31: 213-248.

DIEM, J. & J. S. DE LICHTENSTEIN. 1959. Las Himenofiláceas del área argentino-chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611-760.

DOYLE, J. J. & J. L. DOYLE. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.

DUBUISSON, J.-Y., S. HENNEQUIN, F. RAKOTONDRAINIBE & H. SCHNEIDER. 2003. Ecological diversity and adaptative tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to epiphytic and climbing habits. *Botanical Journal of the Linnean Society* 42: 41-63.

EBIHARA, A., K. IWATSUKI, S. KURITA & M. ITO. 2002. Systematic position of *Hymenophyllum rolandi-principis* Rosenst. or a monotypic genus *Rosenstockia* Copel. (Hymenophyllaceae) endemic to New Caledonia. *Acta Phytotaxonica et Geobotanica* 53: 35-49.

EBIHARA, A., S. HENNEQUIN, K. IWATSUKI, P. D. BOSTOCK, S. MATSUMOTO, R. JAMAN, J.-Y. DUBUISSON & M. ITO. 2004. Polyphyletic origin of *Microtrichomanes* (Prantl) Copel. (Hymenophyllaceae), with a revision of the species assigned to the genus. *Taxon* 53: 935-948.

EBIHARA, A., J.-Y. DUBUISSON, K. IWATSUKI, S. HENNEQUIN & M. ITO. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221-280.

FÉE, A. L. A. 1869. *Cryptogames Vasculaires* (Fuogères, Lycopodiacees, Hydroptéridées, Équisétacées) du Bresil.

GASPER A. L. DE, A. SALINO, A. C. VIBRANS, L. SEVEGNANI, M. VERDI, A. KORTE, A. S. DOS SANTOS, S. DREVECK, T. J. CADORIN, J. L. SCHMITT & E. CAGLIONI. 2012. Pteridófitas de Santa

Catarina: um olhar sobre os dados do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Brasil. *Acta botânica Brasilica* 26(2): 421-434.

GASTONY, G. J. & D. R. ROLLO. 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthesaceae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85: 341-360.

GOLOBOFF, P. A., J. S. FARRIS & K. NIXON. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.

HALLAM, A. 1994. An outline of phanerozoic biogeography. Oxford University Press, Oxford. 256 pp.

HARIOT, P., P. PETIT, J. MULLER D'ARGOVIE, E. BESCHERELLE, C. MASSALONGO & A. FRANCHET. 1889. Mission Scientifique Cap Horn 1882-1883. Tome V, Botanique. Gauthier-Villars et Fils, Imprimeurs-Libraries, Paris. 512 pp.

HASEBE, M., P. G. WOLF, K. M. PRYER, K. UEDA, M. ITO, R. SANO, G. J. GASTONY, J. YOKOYAMA, J. R. MANHART, N. MURAKAMI, E. H. CRANE, C. H. HAUFLE & W. D. HAUKE. 1995. Fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85: 134-181.

HENNEQUIN, S. 2003. Phylogenetic relationships within the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae, Filicopsida): contribution of morphology and cytology. *Comptes Rendus Biologies* 326: 599-611.

HENNEQUIN, S., A. EBIHARA, M. ITO, K. IWATSUKI & J.-Y. DUBUISSON. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283-301.

HENNEQUIN, S. 2004. Le genre *Hymenophyllum* Sm. (Hymenophyllaceae, Filicopsida): systématique phylogénétique, évolution morphologique et histoire biogéographique. Thèse de doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie. 266 pp.

HENNEQUIN, S., A. EBIHARA, M. ITO, K. IWATSUKI & J.-Y. DUBUISSON. 2006a. Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette* 17: 247-257.

HENNEQUIN, S., A. EBIHARA, M. ITO, K. IWATSUKI & J.-Y. DUBUISSON. 2006b. New insights into the phylogeny of the genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae): revealing the polyphyly of *Mecodium*. *Systematic Botany* 31: 271-284.

HENNEQUIN, S., E. SCHUETTPELZ, K. M. PRYER, A. EBIHARA, J.-Y. DUBUISSON. 2008.

Divergence times and the evolution of epiphytism in filmy ferns (Hymenophyllaceae) revisited. *International Journal of Plant Science* 169: 1278–1287.

HENNEQUIN, S., A. EBIHARA, J.-Y. DUBUISSON & H. SCHNEIDER. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 55: 47-59.

HIRAI, R. Y. & J. PRADO. 2011. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil. Pteridophyta: 10. Hymenophyllaceae. *Hoehnea* 38(3): 501-510.

HOOGHIEMSTRA, H., T. VAN DER HAMMEN & A. CLEEF. 2001. Evolution of forests in the northern Andes and Amazonian lowlands during the Tertiary and Quaternary. En: M. R. Guariguata et G. Kattan, (eds.). *Ecología del bosque lluvioso neotropical*, San José, Costa Rica.

HOOKE, W. J. 1844-1846. *Species Filicum*, vol. 1. Pamplin, London. Plates I-LXX.

HOOKE, W. J. & J. G. BAKER. 1868. *Synopsis Filicum*. Robert Hardwicke, London. 482 pp.

IBISCH, P. L. & G. MÉRIDA (EDS.) 2003. *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia*. Santa Cruz de la Sierra. Editorial FAN.

IWATSUKI, K. 1977. Studies in the systematics of filmy ferns: III. An observation on the involucres. *The Botanical Magazine Tokyo* 90: 259-267.

IWATSUKI, K. 1978. Studies in the systematics of filmy ferns IV. Notes on the species with false veinlets. *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Biol.* 7: 31–43.

IWATSUKI, K. 1982. Studies in the systematics of filmy ferns VI. The genus *Sphaerocionium* in Asia and Oceania. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo* 13: 203-215.

IWATSUKI, K. 1984. Studies in the systematics of filmy ferns: VII. A scheme of classification based chiefly on the Asiatic species. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 35: 165-179.

IWATSUKI, K. 1990. Hymenophyllaceae. En U. K. Kubitzki & P. S. Green (eds.). *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 1: Pteridophytes and Gymnosperms. Springer-Verlag. Berlin. pp. 157-163.

JØRGENSEN, P. M. 1999. Hymenophyllaceae. En: P. M. Jørgensen & S. León-Yáñez (eds.), *Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador*. Monographs in Systematic Botany Missouri Botanical Garden 75: 142-147.

JOSSE, C., G. NAVARRO, P. COMER, R. EVANS, D. FABER-LANGENDOEN, M. FELLOWS, G. KITTEL, S. MENARD, M. PYNE, M. REID, K. SCHULZ, K. SNOW & J. TEAGUE. 2003. Ecological

Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems. NatureServe, Arlington, VA.

KESSLER, M., T. KRÖMER & I. JIMÉNEZ. 2000. Inventario de grupos selectos de plantas en el Valle de Masicurí (Santa Cruz – Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología* 8: 3-15.

KRAMER, K. U. 1978. The pteridophytes of Suriname: An enumeration with keys of the ferns and fern-allies. *Natuurwetenschappelijke Studiekring voor Suriname de Nederlandse Antillen*, Utrecht. 197 pp.

LABIAK, P. H. & J. PRADO. 1998. Pteridófitas epífitas da Rserve Volta Velha, Itapoá – Santa Catarina, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 11: 1-79.

LARSEN, C., M. M. PONCE & O. MARTÍNEZ. 2010. Nuevos registros en helechos para el noroeste de la Argentina. *Darwiniana* 48(1): 100-108.

LARSEN, C., M. M. PONCE & M. A. SCATAGLINI. 2013. Revisión de las Especies de *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) del Sur de Argentina y Chile. *Gayana Botánica* 70 (2). En prensa.

LELLINGER, D. B. 1989. The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panama and the Chocó (Part 1: Psilotaceae to Dicksoniaceae) *Pteridologia* 2A: 1-364.

LELLINGER, D. B. 1991. Notes on Neotropical Hymenophyllaceae. *American Fern Journal* 81 (1): 24-37.

LELLINGER, D. B. 2002. A Modern Multilingual Glossary for Taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 3: The American Fern Society, Inc., 263 pp.

LLOYD, R. M. & E. J. KLEKOWSKI, (JR). 1970. Spore germination and viability in Pteridophyta: Evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica* 2: 129-137.

LOOSER, G. 1936. Identificación de algunas pteridofitas chilenas descritas por el Dr. R.A. Philippi.

LORSCHUITTER, M. L., A. R. ASHRAF, P. G. WINDISCH & V. MOSBRUGGER. 1999. Pteridophyte spores of Rio Grande do Sul flora, Brazil. *Palaeontographica Abteilung. B* 251: 103-235.

LOVIS, J. D. 1959. The geographical affinities of the New Zealand pteridophyte flora. *British Fern Gazette* 10: 1-7.

MCLOUGHLIN, S. 2001. The break-up history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49: 271-300.

- MCMARTHY, P. M. 1998. Flora of Australia. Volume 48: Ferns, Gymnosperms and Allied Groups. Melbourne ABRS/CSIRO. 766 pp.
- METCALFE, I. 1999. Gondwana dispersal and Asian accretion. En: I. Metcalde, R. Jishun, J. Charvet & S. Hada, (eds.), IGCP 321 Final Results Volume. A. Balkema/Rotterdam/Brookfield. Pp. 9-28
- MICHELON, C. 2012. Samambaias é Licófitas do Parque Estadual do Guartelá, Paraná. Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre, pelo Programa de Pós-Graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- MICKEL, J. T. & A. R. SMITH. 2004. The Pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 88. 1054 pp.
- MORAN, R. C. 1995. The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests. En: S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. L. Luteyn (eds.), Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests, pp. 359 – 363. The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- MORAN, R. C. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. En: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (eds.). Biology and evolution of ferns and lycophytes, pp. 367-394. New York, Cambridge University Press.
- MORAN, R. C. & A. R. SMITH. 2001. Phytogeographic relationships between neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia* 53: 304-351.
- MORBELLI, M. A. 1980. Morfología de las esporas de Pteridophyta presentes en la región fuegopatagónica, República Argentina. *Opera lilloana* 28, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, 138 pp.
- MORBELLI, M. A., M. R. PIÑEIRO & G. E. GIUDICE. 2010. Spore morphology and wall ultrastructure of Hymenophyllaceae Link (Pteridophyta) from northwest Argentina. *Grana* 49: 37-46.
- MORELLATO, L. P. C. & C. F. B. HADDAD. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4b): 786-792.
- MORRONE, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- MORRONE, J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 209-520.

- MORTON, C. V. 1947. The American species of *Hymenophyllum* section *Sphaerocionium*. Contributions from the United States National Herbarium 29: 139-189.
- MORTON, C. V. 1968. The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. Contributions from the United States National Herbarium 38: 153-214.
- OGURA, Y. 1972. Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes. Second revised edition. Gebrüder Borntraeger. Berlin. Stuttgart. 502 pp.
- OLIVEIRA DITTRICH, V. A., J. L. WAECHTER & A. SALINO. 2005. Species richness of pteridophytes in a montane Atlantic rain forest plot of Southern Brazil. Acta botânica Brasilica 19(3): 519-525.
- OLIVERA FILHO, A. T. & M. A. L. FONTES. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. Biotropica 32(4b): 793-810.
- PACHECO, L. 1995. Hymenophyllaceae. En: G. Davidse, M. Sousa & A.S. Knapp (eds.), Flora Mesoamericana 1: Psilotaceae a Salviniaceae. pp. 62-83. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México, D.F.
- PARRIS, B. S. 2001. Circum-Antarctic continental distribution patterns in pteridophyte species. Brittonia 53: 270-283.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. 1977. Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia 31: 315-512.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. 1983. A contribution to the knowledge of the Pteridophyta of Rwanda, Burundi, and Kivu (Zaire) I. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 53: 177-284.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G. & M. P. BIZZARRI. 2005. A Revision of Raddi's Pteridological Collection from Brazil: 1817-1818. Webbia 60 (1). Editor Centro Studi Erbario Tropicale. Univ. di Firenze, 393 pp.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON. 1978. A method of analysis for historical biogeography. Systematic Biology 27: 1-16.
- PONCE, M. M., K. MEHLTRETER & E. DE LA SOTA. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. Revista Chilena de Historia Natural 75: 703-717.

- PRADO, J. & SYLVESTRE, L. 2013. Samambaias e Licófitas in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB128483>)
- PRANTL, K. B. 1875. Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßcryptogamen, I. Die Hymenophyllaceae, die niedrigste Entwicklungsreihe der Farne. Engelmann. Leipzig, Germany.
- PRESL, K. B. 1843. Hymenophyllaceae. Eine botanische Abhandlung, Prague.
- PRESL, K. B. 1849. Epimeliae Botanicae, Prague.
- PROCTOR, G. R. 1985. Ferns of Jamaica: A guide to the pteridophytes. British Museum (Natural History). London. 631 pp.
- PROCTOR, G. R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. Memoirs of the New York Botanical Garden 53: 1-389.
- PRYER, K. M., A. R. SMITH, J. S. HUNT & J.-Y. DUBUISSON. 2001. *rbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). American Journal of Botany 88: 1118-1130.
- RODRÍGUEZ, R. R. 1995. Pteridophyta. En: C. Marticorena & R. Rodríguez (eds.). Flora de Chile, Vol.1. pp. 119-309. Universidad de Concepción, Chile.
- RONQUIST, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. Systematic Biology 46: 195-203.
- SADEBECK, R. 1902. Pteridophyta En: H. G. A. Engler & K. A. E. Prantl (eds.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 1, Abt. 4. 880 pp.
- SANCHEZ, C. 2000. Hymenophyllaceae. En: W. Greuter (ed.), Flora de la República de Cuba, Fasc. 4. iv + 96 pp. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- SCHATZ, G. E. 1996. Malagasy/Indo-Australo-Malesian phytogeographic connections. En: W. R. Lourenço (ed.). Biogeography of Madagascar. Editions ORSTOM, Paris.
- SCHNEIDER, H., R. CRANFILL, E. SCHUETTPELZ, S. MAGALLON & K. M. PRYER. 2004. Derived ferns diversified in the shadow of angiosperms: evidence from the fossil record, Phylogenetic patterns, and divergence time estimates. Nature 428: 553-557.
- SCOTese, C. R. 2002. Paleoclimatic maps. PALEOMAP Project (<http://www.scotese.com>).

SEHNEM, A., 1971. Himenofiláceas. In: Reitz, R. Flora Ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.

STURM, J. W. 1858. Enumeratio plantarum vascularium cryptogamicarum Chilensium. Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg 1: 151-202.

STURM, J. W. 1859. Ophioglosseae, Marattiaceae, Osmundaceae, Schizaeaceae, Gleicheniaceae et Hymenophylleae. En: C. Martius, Flora Brasiliensis 1(2).

SCHWARTSBURD, P. B. & P. H. LABIAK. 2007. Pteridófitas do Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. Hoehnea 34(2): 159-209.

THIERS, B. (continuously updated). Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>

TRYON, R. M. 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. Biotropica 2: 76-84.

TRYON, R. M. & A. F. TRYON. 1982. Ferns and allied plants, with special reference to tropical America, Springer-Verlag, New York.

TRYON, R. M. & R. G. STOLZE. 1989. Pteridophyta of Peru, Part I. Fieldiana Botany 20: 1-145.

VAN DEN BOSCH, R. B. 1861. Verslagen en mededeelingen van de afdeeling natuurskunde, Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam.

VIDOZ, F. F., L. A. CASSÁ DE PAZOS & E. R. DE LA SOTA. 1999. Paso Puelo, Chubut, Argentina: vía de ingreso de helechos valdivianos. Parodiana 11(1-2): 43-48.

WILLIS, K. J. & J. C. MCELWAIN. 2002. The evolution of plants. Oxford University Press, Oxford.

WINDISCH, P. G. 2013. Hymenophyllaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB091211>).

ZULOAGA, F. O., O. MORRONE & M. J. BELGRANO. 2008. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Monographs in Systematic Botany Missouri Botanical Garden 107 (<http://www2.darwin.edu.ar>). Missouri Botanical Garden Press. Saint Louis, Missouri. EE. UU.

Páginas de internet:

Rede de splink: <http://www.splink.org.br>

X. APÉNDICE

Apéndice 1.

A continuación se indican los números de genbank de las secuencias utilizadas en los análisis filogenéticos realizados. Las secuencias utilizadas fueron: *rbcL*, *rbcL-accD* y *rps4-trnS*. En los casos en que se indican sólo dos números de genbank, quiere decir que el primer número incluye los dos primeros marcadores juntos. A las especies nuevas secuenciadas (new) sólo se les realizó amplificación del gen *rbcL*.

H. acanthoides (Bosch) Rosenst. AB064291, AB064303 (Ebihara et al. 2002), GU200681 (Hennequin et al. 2010); *H. apiculatum* Mett. ex Kuhn AF275642 (Pryer et al. 2001), AY775438 (Hennequin et al. 2006b), AY095131 (Hennequin et al. 2003); *H. armstrongii* (Baker) Kirk AY095109 (Hennequin et al. 2003), AB162691 (Hennequin et al. 2006b), AY095128 (Hennequin et al. 2003); *H. atrovirens* Colenso AB496575, AB496595 (Hennequin et al. 2010); *H. australe* Willd. AB191439, AY775412 (Hennequin et al. 2006b); *H. badium* Hook & Grev. AB191440, AY775413 (Hennequin et al. 2006b); *H. baileyianum* Domin AF275643 (Pryer et al. 2001), AB191441 (Hennequin et al. 2006b), AY095129 (Hennequin et al. 2003); *H. barbatum* (Bosch) Baker AB064287, AB064299 (Ebihara et al. 2002), AY095124 (Hennequin et al. 2003); *H. bivalve* (G. Forst.) Sw. AB496573, AB496593 (Hennequin et al. 2010); *H. caespitosum* Gaudich. (= *Serpillopsis caespitosa* (Gaudich.) C. Chr.) AF275649 (Pryer et al. 2001), AB191456 (Hennequin et al. 2006b) AY095130 (Hennequin et al. 2003); *H. capurroi* de la Sota, C. Larsen 108 (SI) new; *H. caudiculatum* Mart. (Chile) AB191442, AY775439, AY775414 (Hennequin et al. 2006b); *H. caudiculatum* Mart. (Argentina), F. Biganzoli 1853 (SI) new; *H. caudiculatum* Mart. (Brasil), A. Gasper 3083 (UPCB) new; *H. caudiculatum* Mart. (Brasil), C. Caglioni 294 (UPCB) new; *H. cruentum* Cav. (= *Hymenoglossum cruentum* (Cav.) C. Presl) AY095107 (Hennequin et al. 2003), AB191455 (Hennequin et al. 2006b), AY095133 (Hennequin et al. 2003); *H. cuneatum* Kunze AY775401, AY775440, AY775415 (Hennequin et al. 2006b); *H. cuneatum* Kunze, F. Biganzoli 2224 (SI) new; *H. crispum* Kunth, C. Larsen 154 (SI) new; *H. cupressiforme* Labill. AB496560, AB496582 (Hennequin et al. 2010); *H. darwinii* Hook. f. ex Bosch, F. Biganzoli 2253 (SI) new; *H. demissum* (G. Forst.) Sw. AY775402, AY775441, AY775416 (Hennequin et al. 2006b); *H. dentatum* Cav. AB496563, AB496583 (Hennequin et al. 2010); *H. deplanchei* Mett. ex Kuhn AB064288, AB064300 (Ebihara et al. 2002), AY095136 (Hennequin et al. 2003); *H. dicranotrichum* (C. Presl.) Sadeb. AB496562, GU200682 (Hennequin et al. 2010); *H. digitatum* (Sw.) Fosberg (La Reunión) AB162676 (Ebihara et al. 2004), AY095120 (Hennequin et al. 2003); *H. digitatum* (Sw.) Fosberg (MP) AF275651 (Pryer et al. 2001), AB162681 (Ebihara et

al. 2004), AY095121 (Hennequin et al. 2003); *H. dilatatum* (G. Forst.) Sw. AY095111 (Hennequin et al. 2003), AB191444 (Hennequin et al. 2006b), AY095138 (Hennequin et al. 2003); *H. dimidiatum* Mett. AB064289, AB064301 (Ebihara et al. 2002), GU200683 (Hennequin et al. 2010); *H. exsertum* Wall. ex Hook. AB496567, AB496588 (Hennequin et al. 2010); *H. feejeense* (Brack.) Copel. GU200663, GU200672, GU200684 (Hennequin et al. 2010); *H. falklandicum* Baker, Biganzoli 2254 (SI) new; *H. falklandicum* Baker, C. Larsen 178 (SI) new; *H. falklandicum* Baker, F. Biganzoli 2252 (SI) new; *H. ferrugineum* Colla AF275644 (Pryer et al. 2001), AB191445 (Hennequin et al. 2006b), AF537124 (Hennequin et al. 2003); *H. flabellatum* Labill. AY775403, AY775442, AY775417 (Hennequin et al. 2006b); *H. flexuosum* A. Cunn. AB217850, AB217851, DQ077943 (Hennequin et al. 2006b); *H. frankliniae* Colenso AB496569, AB496590 (Hennequin et al. 2010); *H. fuciforme* Sw. AB191446, AY775418 (Hennequin et al. 2006b); *H. fucoides* (Sw.) Sw. U20933 (Hasebe et al. 1995), AY775449 (Hennequin et al. 2006b), AY095142 (Hennequin et al. 2003); *H. fuscum* (Blume) Bosch AB064292, AB064304 (Ebihara et al. 2002), AY775408 (Hennequin et al. 2006b); *H. heimii* Tardieu AY775404, AY775443, AY775419 (Hennequin et al. 2006b); *H. hirsutum* (L.) Sw. AY775407, AY775450, AY775432 (Hennequin et al. 2006b); *H. hygrometricum* (Poir.) Desv. AY095113 (Hennequin et al. 2003), AY775451 (Hennequin et al. 2006b), AY095118 (Hennequin et al. 2003); *H. imbricatum* Blume AB496566, AB496587 (Hennequin et al. 2010); *H. inaequale* (Poir.) Desv. AY095112 (Hennequin et al. 2003), AB217848 (Hennequin et al. 2006b), AY095122 (Hennequin et al. 2003); *H. javanicum* Spreng. AB191447, DQ077945 (Hennequin et al. 2006b); *H. krauseanum* Phil., F. Biganzoli 2228 (SI) new; *H. kuhnii* C. Chr. AB496577, AB496597 (Hennequin et al. 2010); *H. lanceolatum* Hook. & Arn. AF275646 (Pryer et al. 2001), AY775452, AY095119 (Hennequin et al. 2006b); *H. leratii* Rosenst. AB191448, AY775444, AY775421 (Hennequin et al. 2006b); *H. lyallii* Hook.f. AB162684 (Ebihara et al. 2003), AB496589 (Hennequin et al. 2010); *H. magellanicum* Willd. ex Kunze (Argentina), C. Larsen 190 (SI) new; *H. magellanicum* Willd. ex Kunze (Brasil), A. Gasper 3037 (SI) new; *H. malingii* (Hook.) Mett. AB496568, GU200685 (Hennequin et al. 2010); *H. marginatum* Hook. & Grev. AB162692, AY775435, AY775409 (Hennequin et al. 2006b); *H. microcarpum* Desv. AB083289 (Ebihara et al. 2003); *H. minimum* A. Rich. AB496572, AB496592 (Hennequin et al. 2010); *H. mnioides* Baker AB217849, DQ077944 (Hennequin et al. 2006b); *H. multifidum* (G. Forst.) Sw. GU200664, GU200673, GU200686 (Hennequin et al. 2010); *H. nephrophyllum* Ebihara & K. Iwats.(= *Cardiomanes reniforme* (G. Forst.) C. Presl) U30833 (Hasebe et al. 1995), AB08329 (Hennequin et al. 2006b), AY095132 (Hennequin et al. 2003); *H. oligosorum* Makino AB064293, AB064305 (Ebihara et al. 2002), AY775422 (Hennequin et al. 2006b); *H. pallidum* (Blume) Ebihara & K. Iwats. AB191457, AY775431 (Hennequin et al. 2006b); *H. paniense* Ebihara & K. Iwats. AB083275 (Ebihara et al. 2003), AY775410 (Ebihara et al. 2003); *H. pectinatum* Cav. AY095115 (Hennequin et al. 2003),

AB191450 (Hennequin et al. 2006b), AY095134 (Hennequin et al. 2003); *H. peltatum* (Poir.) Desv. (Aus) AB496559, AB496581 (Hennequin et al. 2010); *H. peltatum* (Poir.) Desv. (Chile) F. Biganzoli 2236 (SI) new; *H. peltatum* (Poir.) Desv. (Chile) F. Biganzoli 2247 (SI) new; *H. peltatum* (Poir.) Desv. (M) GU200665, GU200674, GU200687 (Hennequin et al. 2010); *H. peltatum* (Poir.) Desv. (MP) AB496564, AB496585 (Hennequin et al. 2010); *H. perrieri* Tardieu AB496578, AB496598 (Hennequin et al. 2010); *H. plicatum* Kaulf. AB496561, GU200688 (Hennequin et al. 2010); *H. polyanthos* (Sw.) Sw. (Bolivia) AF275647 (Pryer et al. 2001), AB217847 (Hennequin et al. 2006b), AY095139 (Hennequin et al. 2003); *H. polyanthos* (Sw.) Sw. (Japón) AB064295, AB064307, AY775423 (Ebihara et al. 2002); *H. polyanthos* (Sw.) Sw. (Jujuy), C. Larsen 159 (SI) new; *H. polyanthos* (Sw.) Sw. (La Reunión) AY775405, AY775445, AY775424 (Hennequin et al. 2006b); *H. polyanthos* (Sw.) Sw. (MP) AY775406, AB217846, AY775425 (Hennequin et al. 2006b); *H. pulcherrimum* Colenso AB191451, AY775426 (Hennequin et al. 2006b); *H. pumilum* Hook. & Baker AB496574, AB496594 (Hennequin et al. 2010); *H. rarum* R. Br. AB217845 (Hennequin et al. 2006b), AB496571, GU200689 (Hennequin et al. 2010); *H. revolutum* Colenso GU200666, GU200675, GU200690 (Hennequin et al. 2010); *H. rolandi-principis* Rosenst. (= *Rosenstockia rolandi-principis* (Rosenst.) C. Presl) AY095110 (Hennequin et al. 2003), AB083286 (Ebihara et al. 2002), AY095143 (Hennequin et al. 2003); *H. rufescens* Kirk AB496570, AB496591 (Hennequin et al. 2010); *H. rugosum* C. Chr. & Skottsb. GU200667, GU200676, GU200691 (Hennequin et al. 2010); *H. sanguinolentum* (G. Forst.) Sw. AB191452, AY775446, AY775427 (Hennequin et al. 2010); *H. scabrum* A. Rich. AB083278 (Ebihara et al. 2003), AY775428 (Hennequin et al. 2006b); *H. secundum* Hook. & Grev. AF275648 (Pryer et al. 2001), AY775436 (Hennequin et al. 2006b), AY095125 (Hennequin et al. 2003); *H. serrulatum* (C. Presl) C. Chr. AB496565, AB496586 (Hennequin et al. 2010); *H. sibthorpioides* (Bory ex Willd.) Mett. AY095117 (Hennequin et al. 2003), AB162688 (Hennequin et al. 2006b), AY095127 (Hennequin et al. 2003); *H. (Buesia) sp.* (Ecuador) AB496580, AB496599 (Hennequin et al. 2010); *H. subdimidiatum* Rosenst. AB064290, AB064302 (Ebihara et al. 2002), AY095140 (Hennequin et al. 2003); *H. tenellum* (Jacq.) Kuhn. AY095116 (Hennequin et al. 2003), AB191453 (Hennequin et al. 2006b), AY095126 (Hennequin et al. 2003); *H. tortuosum* Hook. & Grev. GU200668, GU200677, GU200692 (Hennequin et al. 2010); *H. tunbrigense* (L.) Sm. (Chile) AB496579, AB496584 (Hennequin et al. 2010); *H. tunbrigense* (L.) Sm. (Escocia) GU200671, GU200680, GU200695 (Hennequin et al. 2010); *H. tunbrigense* (L.) Sm. (Francia) Y09203 (Dubuisson 1997b), AY775437 (Hennequin et al. 2006b), AY095123 (Hennequin et al. 2003); *H. tunbrigense* (L.) Sm. (Madeira) GU200670, GU200679, GU200694 (Hennequin et al. 2010); *H. tunbrigense* (L.) Sm. (Tanzania) AB496576, AB496596 (Hennequin et al. 2010); *H. tunbrigense* (L.) Sm. var. *cordobense* Hieron. (Tucumán), C. Larsen 107 (SI) new; *H. tunbrigense* (L.) Sm. var. *cordobense* Hieron. (Córdoba), F. Zuloaga 11323 (SI) new; *H.*

tunbrigense (L.) Sm. var. *cordobense* Hieron. (Jujuy), C. Larsen 140 (SI) new; *H. umbratile* Diem & J. S. Licht., F. Biganzoli 2223 (SI) new; *H. villosum* Colenso AB191454, AY775429 (Hennequin et al. 2006b); *H. viridissimum* Fée, A. Gasper 3038 (UPCB) new; *H. wilsonii* Hook. GU200669, GU200679, GU200693 (Hennequin et al. 2010); *H. wrightii* Bosch AB064294, AB064306 (Ebihara et al. 2002), AY775430 (Hennequin et al. 2006b); *Trichomanes angustatum* Carmich. AY175783 (Cranfill et al. unpublished); *T. javanicum* (Blume) C. Presl Y09195 (Dubuisson 1997b), AY775453 (Hennequin et al. 2006b), AY095141 (Hennequin et al. 2003); *T. rigidum* Sw. AY095108 (Hennequin et al. 2003); *T. tamarisciforme* Jacq. Y09202 (Dubuisson 1997b), AY775448 (Hennequin et al. 2006b), AY095135 (Hennequin et al. 2003).

Apéndice 2.

A continuación se detallan los números cromosómicos conocidos para las especies presentes en el área de estudio (las especies ampliamente distribuidas que poseen conteos para localidades fuera del área de estudio se muestran con fines comparativos) (tomado de Hennequin et al. 2010).

H. caespitosum Gaudich. $n = 12$ (Hennequin et al. 2010)

H. cruentum Cav. $n = 36$ (Hennequin et al. 2010)

H. dentatum Cav. $n = 13$ (Hennequin et al. 2010)

H. dicranotrichum (C.Presl.) Sadeb. $n = 14$ (Hennequin et al. 2010)

H. fucooides (Sw.) Sw. $n = 28, 56$ (Walker 1966, Jamaica)

H. hirsutum (L.) Sw. $n = 36$ (Walker 1966, Jamaica)

H. pectinatum Cav. $2n = ca. 36$ (Hennequin et al. 2010)

H. peltatum (Poir.) Desv. $2n = 36$ (Manton & Vida 1968, Tristan da Cunha)

H. peltatum (Poir.) Desv. $n = 11$ (Brownlie 1958, New Zealand, Australia)

$n = 22$ (Tindale 1963, Australia)

H. polyanthos (Sw.) Sw. $n = 28$ (Walker 1966; Walker 1985, Jamaica)

H. polyanthos (Sw.) Sw. $n = 28$ (Kurita 1976, Japan)

$2n = 56$ (Tatuno & Takei 1969, Japan)

H. polyanthos (Sw.) Sw. $n = 28$ (Manton & Sledge 1954, Malaysia; Braithwaite 1975, Fiji, Vanuatu)

H. tunbrigense (L.) Sm. $n = 13$ (Manton 1950, UK)

H. tunbrigense (L.) Sm. $n = 13$ (Hennequin et al. 2010, Chile)

$2n = 26$ (Manton & Vida 1968, Tristan da Cunha)



A



B



C



D



E



F



G



H



J

Fotos de ambientes y plantas. A, turbera. B-D, sotobosques húmedos en los bosques subantárticos. E, *H. crispum*. F, *H. capurroi*. G, *H. dentatum*. H, *H. caespitosum*. I, *H. falklandicum*. J, *H. dicranotrichum*.